

Série , N°
N° d'ordre :

109

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE LYON

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ES-SCIENCES NATURELLES

PAR

P. PONTIUS

Licencié ès-sciences

1^{re} THÈSE. — LOIS D'EXCITATION DES NERFS PAR LES COURANTS
DE HAUTE FRÉQUENCE REDRESSÉS

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 20 mars 1933 devant la Commission d'examen

MM. CARDOT	<i>Président</i>
THOVERT	} <i>Examineurs</i>
LONGCHAMBON	
CLUZET	

PARIS

VIGOT FRÈRES, ÉDITEURS

23, RUE DE L'ÉCOLE-DE-MÉDECINE, 23

1933

Série , N°
N° d'ordre :



THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE LYON

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ES-SCIENCES NATURELLES

PAR

P. PONTUS

Licencié ès-sciences

1^{re} THÈSE. — LOIS D'EXCITATION DES NERFS PAR LES COURANTS
DE HAUTE FRÉQUENCE REDRESSÉS

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 20 mars 1933 devant la Commission d'examen

MM. CARDOT	<i>Président</i>
THOVERT	} <i>Examineurs</i>
LONGCHAMBON	
CLUZET	

PARIS
VIGOT FRÈRES, ÉDITEURS
23, RUE DE L'ÉCOLE-DE-MÉDECINE, 23

1933

UNIVERSITÉ DE LYON - FACULTÉ DES SCIENCES

Doyen

M. GRIGNARD, O. ✱, ☼ I., ✨, P. N., Membre de l'Institut.

Assesseur

M. VANEY, ✱, ☼ I., ✨.

Professeurs honoraires

MM. VESSIOT, O. ✱, ☼ I.
GÉRARD, O. ✱, ☼ I., ✨ C.
RIGOLLOT, ✱, ☼ I.
OFFRET, ✱, ☼ I., ✨.
COUTURIER, ✱, ☼ I., ✨.

Professeurs titulaires

MM. GRIGNARD, O. ✱, ☼ I., ✨, P. N., Membre de l'Institut, *Chimie générale.*
DULAC, ✱, ☼ I., *Calcul différentiel et intégral.*
MASCART, ✱, ☼ I., ✨, *Astronomie physique.*
SIRE, ☼ I., ✨, *Mécanique rationnelle et appliquée.*
MEUNIER, O. ✱, ☼ I., *Chimie industrielle.*
BEAUVERIE, ✱, ☼ I., ✨, C., *Botanique.*
THOVERT, ✱, ☼ I., ✨, *Physique.*
CARDOT, ☼, *Physiologie générale et comparée.*
VANEY, ✱, ☼ I., ✨, *Zoologie.*
LONGCHAMON, ✱, ✨, ☼, *Minéralogie théorique et appliquée.*
LOCQUIN, ✱, ☼ I., *Chimie générale.*
ROMAN, ☼ I., *Géologie.*
DÉJARDIN, ☼, *Physique.*
DOUIN, ✱, ✨, ☼, *Botanique.*

Professeurs titulaires (sans chaire)

MM. LEMARCHANDS, ☼ I., *Chimie industrielle.*
EYRAUD, ☼, *Mathématiques.*
SOLLAUD, ☼ I., *Zoologie.*

Maitres de conférences et Chargés de cours complémentaires

MM. AUMÉRAS, ☼, *Chimie industrielle.*
FROMAGEOT, *Chimie biologique.*
BONNET, ☼ I., *Zoologie appliquée et Zootechnie.*
MAYET, ✱, ☼ I., ✨, *Anthropologie.*
PELOSSE, ☼ I., *Sériciculture.*
DONCIEUX, ☼ I., P. C. N. supérieur.
SEYEWETZ, ✱, ☼ I., *Matières colorantes artificielles.*
Mlle BACHRACH, ☼ I., *Physiologie.*
MM. DARESTE DE LA CHAVANNE, ☼ I., *Géologie.*
DUFAY, *Astrophysique.*
VIRET, *Etude des Roches.*
RANSON, *Géométrie supérieure.*

Secrétaire

M. ROUX.



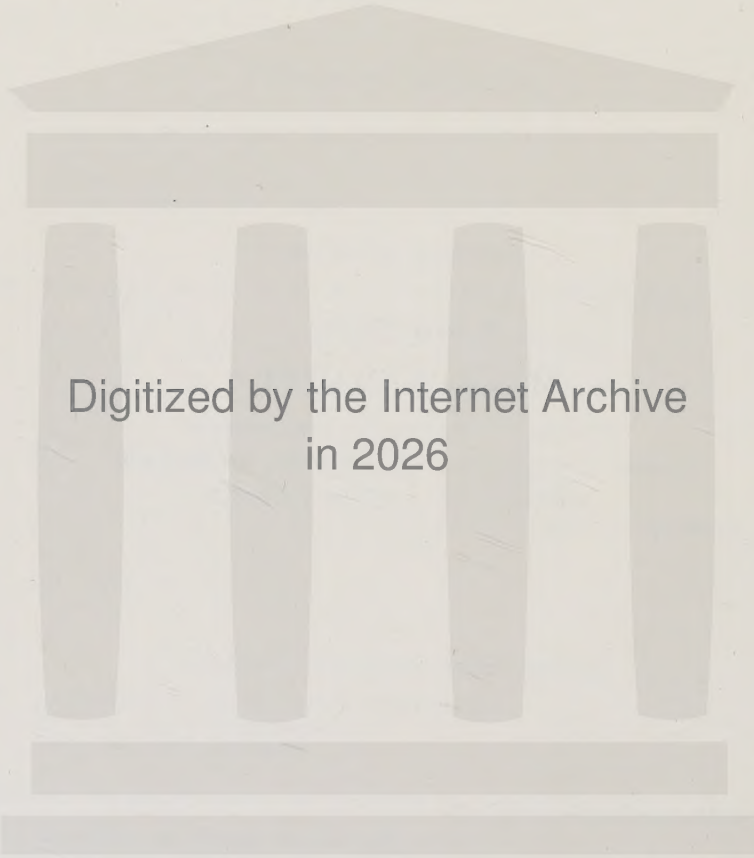
A mon Maître

Monsieur J. CLUZET

PROFESSEUR A LA FACULTÉ DE MÉDECINE

MEMBRE CORRESPONDANT DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

CHEVALIER DE LA LÉGION D'HONNEUR



Digitized by the Internet Archive
in 2026

LOIS D'EXCITATION DES NERFS
PAR LES COURANTS DE HAUTE FRÉQUENCE
REDRESSÉS

Introduction

Il semble indubitable que l'absence habituelle d'excitation des nerfs et des muscles par les courants de haute fréquence, est due à l'état alternatif de ces courants. Le phénomène de polarisation, cause première du processus d'excitation, repose sur la perméabilité sélective des membranes; ce phénomène ne peut donc jouer que lorsque le courant électrique qui le produit est polarisé.

Si l'on redresse, par contre, un courant de haute fréquence, on lui confère une polarité électrique et a priori, la possibilité de produire l'excitation. C'est ce qu'ont montré en 1925, MM. J. CLUZET et A. CHEVALLIER.

Les connaissances acquises depuis les expériences de ENGELMANN en 1870, sur l'excitation du muscle de l'uretère, ont permis d'édifier la théorie de l'excitation électrique neuro-musculaire. Cette édification fut longue et laborieuse en raison de la rapidité avec laquelle le courant électrique manifeste ses effets chez les êtres organisés. Le dispositif de WEISS permit le premier de mettre en évidence l'importance de la durée du stimulus dans la production de l'excitation.

DU BOIS REYMOND, dans l'expression de sa loi en 1848, niait toute influence à la durée de passage du stimulus; il fallut attendre plus de vingt ans pour qu'ENGELMANN contestât ses résultats. Ce n'est que plus tard qu'HOORWEG en 1892, et G. WEISS en 1901, apportèrent des notions précises sur l'importance du temps dans la production de l'excitation. Lorsqu'on fait passer un courant électrique dans une préparation physiologique donnée, pendant un temps limité, l'intensité minima nécessaire pour atteindre le seuil de l'excitation varie avec la durée de passage; elle est plus grande lorsque le temps est plus court. La durée et l'intensité du courant doivent toutes deux entrer en ligne de compte pour l'excitation.

De remarquables expériences commencées en 1903, et ayant pour but l'étude systématique des diverses excitabilités en fonction du temps, ont permis à M. et L. LAPICQUE d'obtenir la courbe expérimentale reliant les quantités d'électricité

liminaires — ou les intensités — aux durées des stimulus, et d'édifier la théorie de l'excitabilité.

Le mécanisme intime de l'excitation nous échappe encore, au moins en partie, bien que les modèles hydrauliques de LAPICQUE permettent de comprendre les lois du phénomène; ces modèles permettent de saisir que la naissance de l'excitation est conditionnée non seulement par une perturbation ionique et une diffusion de cette excitation, mais encore par l'intervention d'un phénomène antagoniste de nature colloïdale.

Ces phénomènes relèvent de l'inégale rapidité de polarisation et de dépolarisation des membranes vivantes, témoin de leur perméabilité très inégale vis-à-vis des différents ions.

Malgré la très grande rapidité de production de la perturbation ionique, le nerf reste vraisemblablement capable de s'adapter à elle puisqu'il réagit de façon différente à des courants de haute fréquence redressés, de fréquence différente.

L'étude de l'excitation par les courants de haute fréquence redressés devait donc comporter d'une part la recherche de la relation entre la quantité ou l'intensité liminaires en fonction de la durée des stimulus, et d'autre part la recherche de celle liant la quantité d'électricité liminaire à la fréquence du courant.

Dans le premier chapitre de ce travail sont exposés quelques résultats de l'examen oscillographique des courants de haute fréquence redressés, destinés à montrer la nécessité d'utiliser, dans la détermination de la loi d'excitation, les courants à ondes entretenues des postes émetteurs de téléphonie sans fil. Les raisons de la mesure de l'intensité avec un galvanomètre à courant continu, et celles de leur fréquence avec un ondemètre y sont rappelées.

Le deuxième chapitre comporte l'exposé du mode expérimental et des résultats obtenus sur le sciatique-gastrocnémien de Grenouille et la sole pédieuse d'Escargot. La combinaison de ces résultats permet de tracer la courbe générale de la loi d'excitation reliant les quantités liminaires aux durées des stimulus.

La similitude de cette courbe et de celle obtenue par LAPICQUE avec les ondes rectangulaires, motive l'exposé, dans le troisième chapitre, des données actuelles sur la loi d'excitation. Ces données permettent la critique, dans le quatrième chapitre, des résultats obtenus en haute fréquence redressée.

L'influence de la fréquence du courant sur l'excitation, sa représentation par une formule hyperbolique et sa discussion font l'objet du cinquième chapitre.

Dans le sixième chapitre sont exposées: d'une part, les raisons physiologiques en vertu desquelles la loi des quantités se rapporte exclusivement à l'excitation de fermeture; et d'autre part, quelques considérations concernant l'influence de la fréquence du courant sur la production de l'excitation.

Ce travail, s'il n'est pas parfait, aura au moins l'avantage de généraliser les données actuelles sur la loi d'excitation, de montrer l'extrême sensibilité du système neuro-musculaire aux variations de fréquence des stimulus, et d'offrir peut-être matière à des considérations physiologiques nouvelles, lorsqu'on connaîtra mieux le mécanisme physico-chimique de l'excitation.

J'ai grandement bénéficié, pour mener ce travail à son terme, de l'enseignement lumineux, des conseils et de l'extrême bienveillance de M. le Professeur H. CARDOT. Je suis très sensible à l'honneur qu'il me fait en acceptant la présidence de mon jury de thèse, et le prie de croire à mon attachement très respectueux.

M. le Professeur THOVERT veut bien accepter d'être mon juge après m'avoir ouvert son laboratoire, où j'ai eu l'heureuse fortune de rencontrer son fils J. A. THOVERT, Chef des travaux, qui m'a donné sans cesse ses conseils et m'a accordé son amitié. Je les en remercie bien vivement.

Je suis redevable à M. le Prof. L. LONGCHAMBON de son enseignement et de l'honneur qu'il me fait en acceptant d'être mon juge. Je le prie d'accepter l'expression de mes remerciements respectueux.

M. CLUZET m'a proposé le sujet de cette thèse, m'a initié aux délicates recherches de l'électrophysiologie, m'a comblé de ses conseils et de ses encouragements. Qu'il veuille bien croire à mon affectueuse reconnaissance.

Je remercie bien sincèrement M. le Prof. Fred Vlès pour la grande bienveillance qu'il m'a témoignée, et pour faire figurer ce travail dans les *Archives de Physique Biologique*. MM. Vigot Frères ont apporté tous leurs soins à l'édition de cette thèse, je les en remercie cordialement.

I. Les courants de haute fréquence redressés

(Définition — Oscillographie — Mesure.)

§ 1. — DEFINITION.

La définition du redressement du courant alternatif de basse fréquence peut s'appliquer aux courants de haute fréquence ¹⁾, et l'on peut dire: *Redresser un courant de haute fréquence, c'est transformer ce courant en un courant tel, que sa valeur moyenne pendant une période soit différente de zéro.*

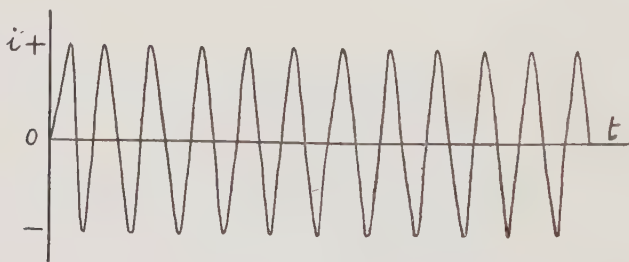


Fig. 1. — Schéma d'un courant de haute fréquence
à ondes entretenues.

Si l'on considère (fig. 1) un courant de haute fréquence à ondes entretenues, on voit que la valeur moyenne de l'intensité ou de la tension pendant une période est égale à zéro puisque les alternances, d'amplitude constante, changent de sens une fois sur deux.

¹⁾ On a pris l'habitude d'appeler courants haute fréquence des courants ayant des fréquences supérieures à 10.000. Les fréquences inférieures à 10.000 correspondent aux fréquences acoustiques (audibles directement dans un téléphone); ce sont les courants basse fréquence.

Si l'on considère au contraire un courant de haute fréquence dont toutes les alternances de même signe sont supprimées (fig. 2), ou reportées de l'autre côté de l'axe ot (fig. 3), on voit que la valeur moyenne de l'intensité ou de la tension du courant sera différente de zéro.

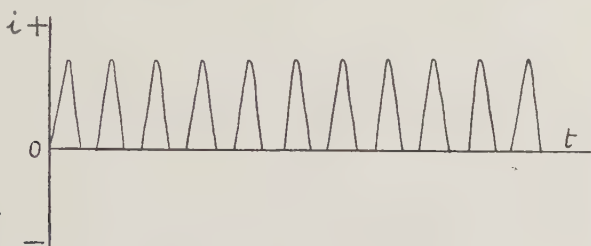


Fig. 2. — Courant de H. F. R. avec utilisation d'une seule alternance.

Dans les deux cas il s'agit d'un courant de haute fréquence redressé; dans le premier cas (fig. 2) il y a *utilisation d'une seule alternance* et le courant redressé a la même fréquence

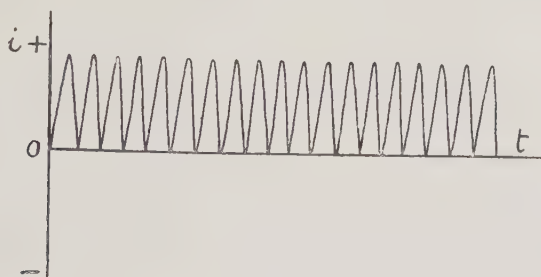


Fig. 3. — Courant de H. F. R. avec utilisation des deux alternances.

que le courant non redressé, tandis que dans le deuxième cas il y a *utilisation des deux alternances* et la fréquence du courant redressé est le double de celle du courant non redressé.

J'ai décrit ailleurs²⁾ les modes de production des courants de haute fréquence redressés (appareils à éclateurs ou à lampe triode; redresseurs à valves thermo-ioniques), leurs variétés (courants à ondes amorties ou entretenues), et leur propriété physiologique essentielle qui est un pouvoir excito-moteur très accusé.

²⁾ P. PONTIUS. — Etude physique et physiologique des courants de haute fréquence redressés — Applications cliniques (Thèse Fac. Médec. Lyon 1931).

§ 2. — OSCILLOGRAMMES DES ONDES DE HAUTE FREQUENCE REDRESSEES.

Déductions Physiologiques.

Il était important de connaître la forme exacte des courants de haute fréquence redressés et celle des ondes parcourant un muscle soumis à leur excitation; nous avons³⁾, M. CLUZET et moi, eu recours pour cette étude à l'oscillographe cathodique de DUFOUR⁴⁾, dépourvu de toute inertie appréciable.

1° — CONDITIONS EXPERIMENTALES:

1) Le courant étudié était produit par un poste diathermique à lampe triode de 500 watts, fonctionnant sur courant alternatif (50 périodes, 110 volts); le courant de haute fréquence (1.800.000 périodes) ainsi obtenu était redressé avec utilisation d'une seule alternance. En AB (fig. 4) se trouve schématisée la source de courant haute fréquence redressé.

2) L'oscillographe utilisé était l'oscillographe cathodique de DUFOUR; j'ai rappelé antérieurement⁵⁾ le principe de cet appareil et les différents modes d'enregistrement qu'il peut réaliser; j'ai exposé en outre pourquoi nous avons dû avoir recours au seul *enregistrement en basse fréquence*.

3) Le circuit d'enregistrement est différent suivant qu'il s'agit d'obtenir les courbes de tension ou d'intensité du courant étudié.

a) *L'enregistrement de la courbe de tension* nécessite la simple connexion des pôles A et B de la source de potentiel, avec les deux armatures P et P' du condensateur déviateur de l'oscillographe; une résistance sans self R peut être mise en série dans le circuit (fig 4).

3) J. CLUZET et P. PONTUS. — Sur l'étude oscillographique des courants de haute fréquence redressés et capables de produire des phénomènes d'excitation — *C. R. Soc. Biol.*, t. CV, 1930, p. 645.

J. CLUZET et P. PONTUS. — Sur l'étude oscillographique des courants de haute fréquence redressés — *Archiv. d'Electr. méd.* 1931, pp. 66-72.

4) DUFOUR — Oscillographe cathodique pour l'étude des basses, moyennes et hautes fréquences (Paris 1923, Chiron, édit.).

5) P. PONTUS — *loc. cit.* pp. 72-79.

Ainsi constitué, le circuit d'enregistrement est ouvert entre P et P'; la source AB ne débite pas, mais le condensateur déviateur se charge à la tension de la source.

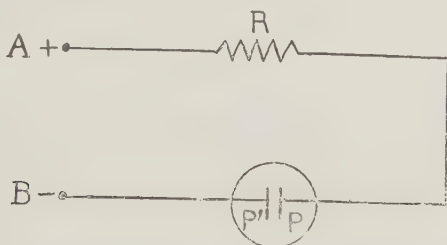


Fig. 4. — Circuit d'enregistrement, à l'oscillographe cathodique, d'une courbe de tension.

Le faisceau cathodique passant entre les armatures P et P', perpendiculairement au plan de la figure, sera attiré vers le plateau positif P, et sa déviation sera proportionnelle à la différence de potentiel entre P et P', c'est-à-dire au voltage de la source étudiée.

b) *L'enregistrement de la courbe de courant ou d'intensité* nécessite que l'appareil producteur du courant étudié débite.

Il suffit pour cela de remplacer le condensateur déviateur par un solénoïde dont chaque moitié a un sens d'enroulement différent. Le faisceau cathodique est alors dévié non plus par un champ électrostatique, mais par un champ électromagnétique; sa déviation est proportionnelle à l'intensité du courant traversant le solénoïde, le sens de la déviation est indiqué par la deuxième loi de Laplace.

On peut encore, et c'est dans ces conditions que furent effectués nos enregistrements, utiliser le *procédé du shunt* (DUFOUR). Le circuit est fermé (fig 5) par une résistance sh faible (100 à 200 ohms), et sans self; le condensateur déviateur est mis en dérivation sur les bornes de cette résistance.

Le circuit d'enregistrement comporte ainsi:

— en série: la source A B

la résistance R sans self (résistance hydraulique)

la résistance sh

le sujet S, par l'intermédiaire de deux électrodes spongieuses.

— en dérivation sur la résistance sh : le condensateur déviateur $P P'$ qui impose au faisceau cathodique des déplacements reproduisant les variations d'intensité du courant passant dans les conducteurs précédents, donc dans le sujet S .

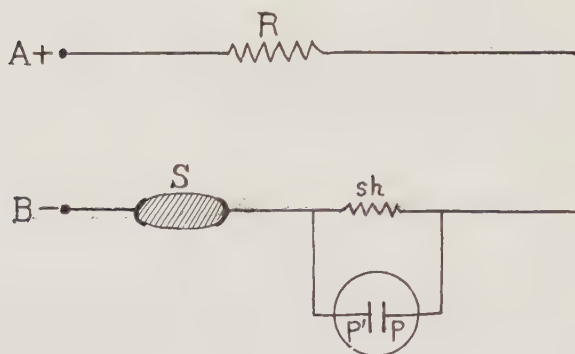


Fig. 5. — Circuit d'enregistrement d'une courbe d'intensité; procédé du shunt (DUFOUR).

2° — OSCILLOGRAMMES:

1) **Courbes de tension:** L'enregistrement est constitué (fig. 6) par une série de surfaces situées d'un même côté de l'axe des potentiels nuls, et limitées par une enveloppante de type sinusoïdal. La durée commune des trains d'ondes correspondant à ces surfaces, et des intervalles qui les séparent, est conditionnée par la période du courant alternatif alimentant l'émetteur.



Fig. 6. — Oscillogramme d'une courbe de tension d'un courant de H. F. R. (fréquence: 1.800.000). Poste diathermique à lampe fonctionnant sur courant alternatif brut.

Les oscillations uni-directionnelles de haute fréquence s'étendent depuis l'enveloppante sinusoïdale jusqu'à l'axe des potentiels nuls; aucun courant inverse n'est décelable.

2) **Courbes de courant:** Le tracé obtenu varie suivant l'importance de la résistance R .

a) Si la résistance est forte (supérieure à 100.000 ohms), les oscillogrammes ont la même hauteur que précédemment si la tension reste la même, mais les oscillations ne descendent plus jusqu'à l'axe des intensités nulles (fig. 7); tout se passe



Fig. 7. — Courbe d'intensité du courant précédent.
La résistance R de la figure 5 est de 100.000 ohms.

comme si les oscillations s'unissaient par leur extrémité inférieure, à une certaine hauteur au-dessus de l'axe ot . Le spot de l'oscillographe dessine à ce niveau une courbe concave en bas, formant l'enveloppante inférieure de la zone d'oscillation; l'oscillogramme revêt ainsi l'aspect d'une série de croissants allongés, séparés par des périodes égales de silence oscillatoire. Il faut noter en outre que, plus la résistance R est grande, plus la hauteur des ondes élémentaires de haute fréquence est grande, et inversement.

b) Si la résistance est faible (200 à 1000 ohms), les phénomènes sont tout différents. A mesure que la résistance du circuit diminue, l'épaisseur maxima des surfaces tracées par le spot cathodique diminue, et lorsque la résistance du circuit d'enregistrement n'est plus que de 200 ohms environ, elle devient pratiquement nulle (fig. 8) et se réduit à une simple ligne représentant la superposition des enveloppes supérieure et inférieure des oscillogrammes précédents.



Fig. 8. — Courbe d'intensité du même courant;
la résistance R n'est plus que de 1.000 ohms.

Les ondes de haute fréquence ont donc disparu et il ne reste plus qu'un courant de fréquence 50, uni-directionnel, analogue à un simple courant alternatif redressé de 50 périodes.

B. — DEDUCTIONS CONCERNANT L'ETUDE DE LA LOI D'EXCITATION:

Différents faits peuvent être déduits de cette étude:

1° Les valves thermo-ioniques effectuent un redressement parfait du courant de haute fréquence; aucun *courant inverse* n'est décelable à l'oscillographe cathodique.

2° Le corps humain — ou le muscle en expérience — est bien traversé par le courant de haute fréquence redressé. On pourrait en effet supposer ⁶⁾ que le courant obtenu aux bornes de l'appareil redresseur ⁷⁾ serait non seulement redressé, mais encore *filtré* par son passage à travers les selfs et capacités de l'appareil; par suite, on utiliserait ⁸⁾ «un courant soit continu, soit plus ou moins ondulé qui est capable de fausser totalement les résultats obtenus».

Il est facile cependant de montrer que:

a) Les phénomènes excito-moteurs se reproduisent identiquement lorsque le système redresseur est un appareil schématique — monté sur une planchette isolée — constitué par une seule valve thermo-ionique dont le filament est chauffé par une batterie d'accumulateurs. Dans ce cas, le self du circuit est pratiquement négligeable, et la capacité est réduite à celle de la valve. Il ne peut, a priori, se produire, dans ces conditions, un filtrage du courant; on sait, en effet, que pour obtenir un courant «soit continu, soit plus ou moins ondulé», il est nécessaire d'utiliser 2 ou 3 étages de filtres — selfs et capacités de valeur convenable — et dont la disposition ne peut être laissée au hasard ⁹⁾.

Bien que le filtrage d'un courant soit plus facile à obtenir en haute qu'en basse fréquence, il est impossible de supposer que la capacité des valves soit suffisante pour filtrer, à elle seule, le courant.

b) Les courbes de tension et d'intensité fournies par l'oscillographe cathodique montrent indubitablement que le redresseur de CLUZET et CHEVALLIER — du type commercial, présen-

⁶⁾ J. AMIOT. — Etude électro-physiologique du mode d'action de la diathermie. Sa vérification dans la diathermie abdominale. Thèse Fac. Méd. Paris. 1931.

⁷⁾ J. CLUZET et A. CHEVALLIER. — *Arch. Electr. Méd.* 1926, 353.

⁸⁾ J. AMIOT. — *Loc. cit.* p. 64.

⁹⁾ M. VEAUX. — Les filtres électriques. L'alimentation des postes récepteurs. Eyrolles, *édit.* Paris. 1927.

tant évidemment des selfs et capacités — fournit un courant redressé, non filtré, parcourant bien le sujet.

3° La valeur de la résistance du circuit d'enregistrement — ou du circuit d'excitation — exerce une influence nette sur la forme du courant redressé, parcourant le sujet. Lorsque cette résistance diminue, les pulsations redressées de haute fréquence s'unissent à leur base, et leur amplitude décroît d'autant plus que décroît cette résistance. Dans ce cas, *le sujet étant parcouru par le courant*, tout se passe comme s'il y avait un filtrage progressif du courant.

Il est possible de croire, à titre de première hypothèse, que la capacité du corps humain intervient dans ce phénomène. On sait, en effet, que le corps peut être schématisé par un système de condensateurs et de résistances ohmiques disposés de façon particulière, sur laquelle A. STROHL a justement insisté¹⁰⁾. Il est possible conséquemment, que la présence d'une résistance ohmique additionnelle dans le circuit d'excitation, modifie la constante de temps RC du condensateur humain. La caractéristique RC ayant une valeur moyenne de 0,001 seconde¹¹⁾ — c'est-à-dire beaucoup plus grande que la durée d'une pulsation de haute fréquence redressée —, il est possible que le corps humain puisse jouer un rôle dans le début de fusion, par la base, de ces pulsations, lorsque la résistance du circuit d'enregistrement ou d'excitation diminue.

4° Le courant diathermique redressé, étudié avec l'oscillographe cathodique, apparaît comme constitué par une série de trains d'ondes unidirectionnels se succédant à basse fréquence — 50 par seconde —, et séparés les uns des autres par des temps de silence, de durée égale à celle des trains d'ondes¹²⁾; ces trains successifs constituent ainsi une suite

10) A. STROHL. — *Bull. Soc. Française d'Electroth. et Radiol.* Octobre 1930, p. 295; et *Bull. Acad. Méd.* CV, 85; 1931.

11) A. STROHL. — *Journ. Radiol. et Electrol.* XV, 547; 1931. Cette valeur n'est pas constante pour un même sujet; elle croît rapidement à mesure que l'électricité s'écoule à travers la résistance shuntant le condensateur humain, ainsi que l'a montré le Pr. A. STROHL.

12) Il est évident que les temps de silence seraient remplacés par des trains d'ondes si l'oscillateur fonctionnait sur un courant alternatif redressé — avec utilisation de deux alternances —, ou si l'appareil producteur de haute fréquence comportait deux lampes montées en opposition et fonctionnant par suite chacune sur une alternance de courant alternatif brut.

discontinue d'ondes de basse fréquence, composées chacune d'un grand nombre de pulsations élémentaires redressées, de haute fréquence.

Il est par suite, possible de se demander si, comme nous l'avons écrit, M. CLUZET et moi ¹³⁾, les actions excito-motrices observées avec les ondes de haute fréquence redressées sont dues au courant de basse fréquence formé par la succession des trains d'ondes, plutôt qu'aux ondes élémentaires de haute fréquence contenues dans ces trains.

Le courant diathermique redressé produit en effet: des *secousses musculaires* si l'intensité et la durée de la stimulation sont faibles (0,2 mA; 0,1 sec.), et une *tétanisation musculaire* si ces facteurs ont des valeurs plus grandes (3 mA; 0,3 sec.). On peut notamment se demander si la téτανisation n'est pas due à la succession, à basse fréquence, des trains d'ondes arrivant sur le muscle. Un téléphone, mis en série avec le muscle téτανisé, est en effet actionné; or, il ne peut l'être, obligatoirement, que par un élément à basse fréquence.

Pour déceler l'agent causal de la téτανisation, nous avons eu recours, M. CLUZET et moi, à un poste émetteur de radio-phonie (Stations de Lyon-La-Doua, Radio-Lyon) — fournissant des ondes d'amplitude rigoureusement constante, en dehors de toute modulation, et se succédant continuellement —, ce qui éliminait tout état variable du courant haute fréquence. Dans ces conditions, et sans entrer dans les détails exposés ailleurs ¹⁴⁾, je signalerai simplement: a) que la téτανisation s'observe pour une intensité et une durée de stimulation convenables, b) qu'un téléphone mis en série avec le muscle téτανisé n'émet aucun son pendant le passage du courant; la membrane du téléphone n'est actionnée que pendant les variations de courant, à la fermeture et à la rupture du circuit. Il est donc logique de conclure que la téτανisation est due aux pulsations de haute fréquence redressées et que, a fortiori, les secousses musculaires reconnaissent le même agent causal. D'ailleurs, les secousses sont obtenues — par des dispositifs rhéotomiques — pour des durées très courtes de stimulation (1/10000 sec. par exemple), pendant lesquelles l'état variable à basse fréquence (1/100 ou 1/50 sec.) n'a pas le temps d'agir sur le muscle.

¹³⁾ J. CLUZET et P. PONTUS. — *C. R. Soc. Biol.*, CVI, 655; 1931.

¹⁴⁾ J. CLUZET et P. PONTUS. — *Bull. Acad. Médec.* CIX, 86, 1933.

Des résultats de l'étude oscillographique et des considérations précédentes, il est donc possible de conclure que:

1° les courants de haute fréquence redressés obtenus à partir des lampes triodes fonctionnant sur courant alternatif brut, non redressé, sont inaptes à être utilisés dans la détermination de la loi d'excitation.

L'étude de cette loi nécessite, en effet, la possibilité de prélever — par les méthodes rhéotomiques — un fragment du courant utilisé, pendant un temps très court. Il est par suite évident que si l'on veut diriger, sur un nerf, un courant de haute fréquence redressé pendant un millième de seconde par exemple, rien ne dit que le rhéotome fonctionnera pendant une période oscillatoire.

En outre, l'amplitude des oscillations étant inconstante, il sera impossible d'être toujours dans les mêmes conditions expérimentales. C'est dire que seul, un courant à ondes rigoureusement entretenues, sans intervalle de silence, pourra servir à la détermination de la loi d'excitation.

2° Les courants des postes de téléphonie sans fil ¹⁵⁾ sont les seuls qui soient pratiquement capables d'être employés pour effectuer les mesures quantitatives nécessaires à la recherche de la loi d'excitation.

Les courants qu'ils produisent ont été oscillographiés par DUFOUR et MESNY ¹⁶⁾; ces auteurs ont montré que les courants fournis par les émetteurs à lampe triode fonctionnant sur courant continu sont constitués par des ondes rigoureusement entretenues, d'amplitude constante et dépourvues de toute période intermédiaire de silence.

§ 3. — MESURE DES COURANTS DE HAUTE FREQUENCE REDRESSES.

Trois éléments sont susceptibles de mesure: l'intensité, le voltage et la fréquence. J'ai considéré dans toutes mes expériences physiologiques l'intensité et non le voltage du courant

¹⁵⁾ Nous n'avons pas pu oscillographier des courants fournis par ces postes, n'ayant pas en 1930 un appareil de T. S. F. à notre disposition. Plus tard, nous avons utilisé un poste émetteur de 120 watts à montage du type HARTLEY. L'émetteur fonctionnait sur courant alternatif triphasé, redressé avec utilisation de deux alternances, mais non filtré. Le courant ainsi obtenu était donc légèrement ondulé.

¹⁶⁾ DUFOUR et MESNY. — *L'onde électrique* 1923 (II), p. 620.

(contrairement à la coutume habituelle en physiologie), par manque d'un réducteur de potentiel assez précis.

1° MESURE DE L'INTENSITE:

On sait qu'il est possible de mesurer un courant alternatif de basse ou haute fréquence avec un galvanomètre pour courant continu. Tout se passe en effet comme si le courant redressé était remplacé par un courant continu d'intensité égale à l'intensité moyenne i_m du courant redressé. (Fig. 9.)

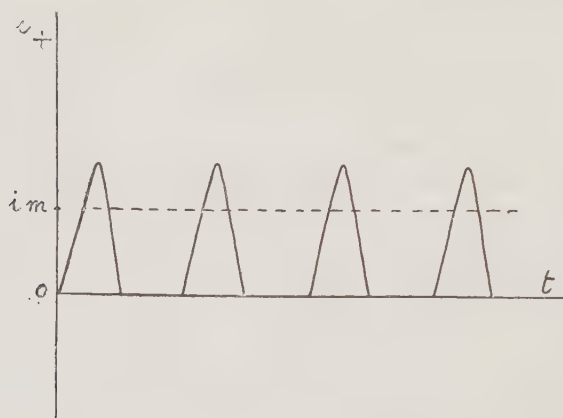


Fig. 9. — Intensité réelle et intensité moyenne d'un courant redressé.

Par suite, un galvanomètre pour courant continu indiquera l'intensité moyenne du courant de haute fréquence redressé, sans que la self-induction ou la capacité de la bobine du galvanomètre interviennent sous l'influence de la fréquence du courant.

L'étalonnage du galvanomètre peut en outre se faire en courant continu ¹⁷⁾, sans contrôle en haute fréquence redressée, puisqu'il s'agit seulement de détecter des valeurs moyennes et non des valeurs efficaces de l'intensité.

2° MESURE DE LA FREQUENCE:

Lorsqu'un circuit oscillant est formé d'une inductance L , d'une résistance R et d'une capacité C , les oscillations électriques de ce système ont une pulsation ω donnée par la formule:

¹⁷⁾ H. ARMAGNAT et P. BRILLOUIN. — Les mesures en haute fréquence. Chiron *édit.* Paris 1928, p. 204.

$$\omega = \sqrt{\frac{1}{L C} + \frac{R^2}{4 L^2}}$$

La longueur d'onde λ est:

$$\lambda = \frac{2 \pi V}{\sqrt{\frac{1}{L C} + \frac{R^2}{4 L^2}}}$$

où V est la vitesse de la lumière.

Si la résistance est négligeable, l'expression précédente devient ¹⁸⁾

$$\begin{aligned} \lambda &= 2 \pi V \sqrt{L C} \\ &= 1,835 \sqrt{L C} \end{aligned}$$

La détermination de la longueur d'onde donne la valeur N de la fréquence (d'après $\lambda = VT = V/N$), et la connaissance de la fréquence ou de la longueur d'onde est donc ramenée à la détermination de L et de C .

En pratique, la mesure de la capacité C et surtout de l'inductance L est très délicate et peu précise, de sorte qu'il vaut mieux, non pas calculer la longueur d'onde mais la mesurer directement avec un ondemètre.

J'ai utilisé un ondemètre à absorption, à indicateur d'intensité (ampoule électrique de 2 volts) fournissant les garanties de construction et d'étalonnage nécessaires. La bande de longueurs d'ondes couverte par l'ondemètre — grâce au jeu de trois bobines — s'étendait de 700 mètres à 50 mètres.

Les courants de haute fréquence et de haute fréquence redressés correspondants avaient donc des fréquences comprises entre 430.000 et 6.000.000 périodes par seconde.

¹⁸⁾ λ est donnée en mètres si L est exprimé en microhenrys et C en micromicrofarads.

II. Forme générale de la loi d'excitation par les courants de haute fréquence redressés

On a coutume de désigner sous le nom de *loi d'excitation*, la loi qui relie l'intensité (ou la quantité d'électricité) nécessaire pour produire le seuil de l'excitation (intensité ou quantité liminaires), à la durée du passage du courant.

Cette loi a été étudiée dans mes expériences avec des courants à ondes rigoureusement entretenues, de fréquence constante (561.872 périodes par seconde), utilisant une seule alternance (fig. 2, p. 5) d'un courant haute fréquence de longueur d'onde égale à 534 mètres.

§ 1. — DISPOSITIFS EXPERIMENTAUX. — ETUDE DES APPAREILS.

1° SCHEMA DU CIRCUIT D'EXCITATION:

Le dispositif utilisé réalise le montage classique de l'interrupteur balistique avec court-circuit, de WEISS (fig. 10).

En S se trouve la source de potentiel (poste émetteur de T. S. F. et redresseur); en E un réducteur de potentiel; en R et R' des résistances ohmiques fortes (tubes capillaires remplis d'eau distillée dont la résistance totale varie entre 5.10^5 et 6.10^6 ohms). La réunion de ces résistances avec le circuit est assurée par de fines aiguilles de platine dont les pointes seules sont en contact avec l'eau, ce qui rend négligeable toute force électro-motrice de polarisation au niveau des contacts.

Le nerf examiné est en série avec la source de potentiel et le galvanomètre G; le nerf est mis en circuit par l'intermédiaire des électrodes impolarisables E E'.

Le circuit est fermé entre C et D par un fil métallique fin¹⁹⁾ (fil de plomb de 0,7 mm. de diamètre); un fil identique est placé entre A et B, court-circuitant ainsi la préparation où ne passe par suite aucun courant (ce qui est facilement vérifiable avec le galvanomètre G).

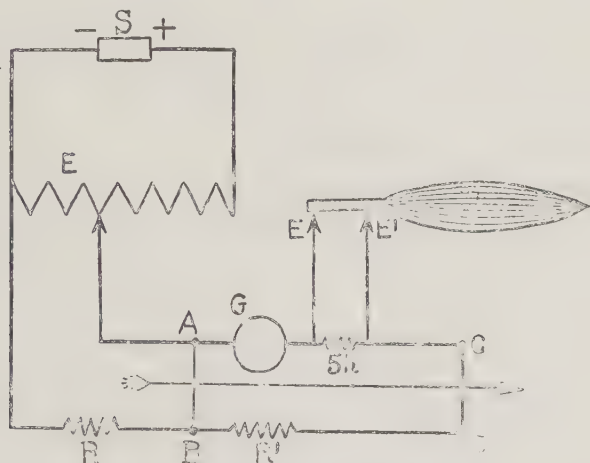


Fig. 10. — Schéma général de l'interrupteur balistique, à court-circuit, de WEISS.

Si le 1^{er} fil AB est sectionné, le courant passe dans la préparation jusqu'à ce que le circuit soit ouvert par la section du 2^e fil CD. Le courant ne passe donc dans le nerf que pendant l'intervalle de temps qui sépare la section des deux fils.

La quantité d'électricité ayant traversé le nerf pendant ce temps (temps mis par un mobile pour parcourir la distance connue séparant les deux fils), est indiquée par le galvanomètre G fonctionnant en balistique.

En réalité, dans mes expériences, les quantités d'électricité liminaires étaient trop faibles, en égard à la sensibilité du galvanomètre; par suite la préparation était shuntée par une résistance faible Sh (10^2 à 10^3 ohms), de sorte que la quantité d'électricité indiquée par le galvanomètre était non pas égale mais proportionnelle à la quantité liminaire ayant

¹⁹⁾ Cette description de l'interrupteur balistique de WEISS s'applique au chronaximètre de Lapique que j'ai également employé; dans ce dernier cas, le chronaximètre était monté de telle sorte que la première came tint le rôle de premier fil; la deuxième came tenant celui du deuxième fil. Le montage réalisait encore le dispositif à court-circuit de WEISS.

traversé le nerf. Le shunt et les électrodes restant fixes au cours d'une même expérience, il était donc possible de raisonner sur les quantités mesurées au galvanomètre.

2° GALVANOMETRE:

Il s'agissait d'un galvanomètre DEPRES-D'ARSONVAL dont le miroir (plan) était suspendu par un mince fil d'argent; le spot lumineux se déplaçait sur une échelle graduée en millimètres située à un mètre du miroir.

a) Etalonnage du galvanomètre:

a) *Résistance du galvanomètre:* La source de potentiel était une pile Daniell P de force électromotrice 1,08 volt, mesurée au potentiomètre.

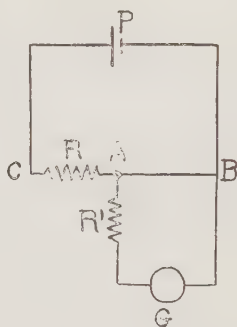


Fig. 11. — Dispositif pour l'étalonnage du galvanomètre.

Soient g la résistance en ohms du galvanomètre G , h sa constante d'étalonnage en intensité; $AB = 1$ ohm; $AC = R = 1.000$ ohms; R' une résistance variable; U la chute de potentiel entre A et B .

Pour deux valeurs de R' ($R'_1 = 30$; $R'_2 = 100$) les élongations α_1 (126) et α_2 (55) donnent par remplacement dans les relations:

$$U = (R'_1 + g) h \alpha_1$$

$$U = (R'_2 + g) h \alpha_2$$

$g = 25$ ohms (valeur acceptée comme moyenne des mesures).

β) Valeur d'une division en intensité:

1° $R = 1.000$ ohms; $R' = 30$ ohms. La force électromotrice de la pile étant 1,08 volt, la présence de R fait que l'intensité de courant traversant le galvanomètre est

$$i = \frac{1,08.10^{-3}}{30 + 25} = 19,6.10^{-6} \text{ ampères.}$$

$$\text{Elongation} = 126.$$

Une division (1 mm.) correspond donc à

$$\frac{19,6.10^{-6}}{126} = 15,07.10^{-8} \text{ ampères.}$$

$$2^{\circ} R = 1.000; R' = 300$$

$$i = \frac{1,08.10^{-3}}{300 + 25} = 33,2.10^{-7} \text{ ampères.}$$

$$\text{Elongation} = 22.$$

$$\text{Valeur d'une division} \frac{33,2.10^{-7}}{22} = 15,09.10^{-8} \text{ ampères.}$$

γ) Valeur d'une division en quantité d'électricité (constante balistique):

Durée d'oscillation: 2 sec. 95 (calculée à l'aide de 20 oscillations).

Pour les mesures balistiques, la correction de l'amortissement était faite en appliquant la formule

$$\alpha_1 + \frac{\alpha_1 - \alpha_3}{4}$$

α_1 et α_3 étant les deux premières élongations observées du même côté.

1° La formule $Q = \frac{T}{2} I$ donne la valeur de la constante

balistique, T étant la durée d'une oscillation simple, I l'intensité correspondant à une division.

$$\text{On a donc } Q = \frac{2,95}{6,283} 15.10^{-8} = 6,9.10^{-8} \text{ coulombs.}$$

2° Au moyen de condensateurs chargés à 1,08 volt:

Capacités (en farads)	1.10 ⁻⁶	1.10 ⁻⁵
Elongations (après correction)	16	158
Q (en coulombs par millimètre)	6,7.10 ⁻⁸	6,8.10 ⁻⁸

La moyenne de ces trois valeurs est donc $6,8 \cdot 10^{-8}$ coulombs (valeur de 1 mm. en quantité).

δ) *Conditions de bon fonctionnement du galvanomètre balistique:*

Un galvanomètre fonctionnant en balistique donne des résultats connus avec une précision maxima si le temps mis par le courant électrique pour le parcourir est très petit par rapport à sa période d'oscillation, s'il n'est pas shunté, et si le circuit est rompu dès que le galvanomètre a reçu la quantité d'électricité qu'il doit mesurer.

Ces trois conditions peuvent être considérées comme remplies dans les expériences rapportées plus loin ²⁰⁾.

b) **Erreurs commises dans l'étalonnage:**

a) L'erreur *relative* commise dans la mesure de l'intensité correspondant à une division paraît devoir se limiter à l'erreur relative de lecture sur l'échelle. En admettant que les lectures sont faites à 1 division près, cette erreur est égale, dans les cas rapportés, à $\frac{1}{126}$ ou $\frac{1}{22}$ ou $\frac{1}{50}$ en moyenne.

Les résistances R et R' et la force électromotrice de la pile sont en effet fixées avec une précision supérieure ($\frac{1}{500}$ pour les résistances étalonnées garanties par le constructeur, et $\frac{1}{1000}$ pour la force électromotrice mesurée au potentiomètre).

Cette erreur relative se conserve à peu près dans les autres calculs qui ne comportent que des multiplications ou des divisions entre quantités connues avec une précision plus grande; elle peut donc être considérée comme égale à 2/100.

L'erreur *absolue* est par suite:

$$0,02 \times 15 \cdot 10^{-8} = 0,3 \cdot 10^{-8} \text{ par division, soit}$$

$$\delta I = 0,3 \times n \cdot 10^{-8} \text{ pour une lecture de } n \text{ divisions.}$$

²⁰⁾ Les durées de passage du courant sont de l'ordre de 1/1.000 de seconde, la période d'oscillation étant 2,95 secondes. En outre le galvanomètre n'est pas shunté, et le circuit est précocement ouvert par la rupture du 2^e fil de l'interrupteur.

β) L'écart des *mesures* de la constante balistique: $6,9 - 6,7 = 0,2$ donne pour erreur *relative*: $0,2/6,8 = 3/100$ sur les *quantités d'électricité* correspondant à 1 division; cette valeur concorde d'ailleurs avec l'erreur relative (2/100) admise précédemment pour 1 division en intensité.

L'erreur *absolue* commise dans la lecture en balistique est par suite $0,03 \times 6,8 \cdot 10^{-8} = 0,2 \cdot 10^{-8}$ par division, soit

$$\delta Q = 0,2 \times n \cdot 10^{-8} \text{ pour une lecture de } n \text{ divisions.}$$

Les caractéristiques du galvanomètre peuvent donc se résumer ainsi:

Durée d'oscillation (en secondes)	Valeur de 1 mm en intensité (en ampères)	ERREURS		Valeur de 1 mm en quantité d'électricité (en coulombs)	ERREURS	
		relative	absolue		relative	absolue
2,95	$15 \cdot 10^{-8}$	$\frac{2}{100}$	$0,3 \cdot 10^{-8}$	$6,8 \cdot 10^{-8}$	$\frac{3}{100}$	$0,2 \cdot 10^{-8}$

3° RHEOTOMES:

Les durées d'excitation inférieures au millième de seconde ($1/1000 \text{ sec.} = 1 \sigma$) étaient obtenues avec l'interrupteur balistique de WEISS; les durées supérieures à 1σ avec le chronaximètre de LAPIQUE.

a) Interrupteur balistique de Weiss:

Lors de leurs expériences, WEISS puis CLUZET, LAPIQUE, réalisaient la section des deux fils (fig. 10) avec la balle d'une carabine à acide carbonique liquéfié, de 8 mm. de calibre.

N'ayant pas à ma disposition une telle carabine en bon état de fonctionnement, j'ai eu recours à une carabine automatique à canon rayé de 6 mm. de calibre, solidement fixée à la table d'expérience.

Les fils étaient tendus à chaque extrémité par une vis de pression placée sur un support en ébonite, chacun de ceux-ci étant fixé sur un curseur mobile le long d'un banc d'optique. Un index repérait la distance des deux fils.

Ainsi qu'il ressort des mesures de WEISS, puis de CLUZET, le 1^{er} plomb doit toujours être placé à plus de 50 centimètres

de l'extrémité libre du canon. Si cette condition n'est pas réalisée, on a des erreurs considérables, surtout pour de faibles distances des fils de plomb ²¹⁾.

1° *Vitesse de la table.*

La moyenne des valeurs obtenues en mesurant d'une part la quantité d'électricité (la source de potentiel étant un accumulateur et le nerf étant remplacé par une mèche de ouate imbibée de sérum), et d'autre part l'intensité, permettait de connaître le temps mis par la balle pour parcourir une distance donnée (mesurée au banc d'optique) des deux fils.

Exemple: Distance des fils, 100 cm.; élongation, 6; intensité, $612,15 \cdot 10^{-8}$ (mesurée avec un shunt sur le galvanomètre).

La relation $Q = it$ donne

$$t = \frac{6 \times 6,7 \cdot 10^{-8}}{612 \times 15 \cdot 10^{-8}}$$

$$t = 0 \text{ sec. } 0,0043$$

La durée de parcours du centimètre est donc:

$$t = 0 \text{ sec. } 0,00043,$$

ce qui correspond à une vitesse de 232 mètres 55 par sec.

En réalité, la vitesse de la balle n'est pas constante pendant les 100 cm. (le fait est facile à constater par des mesures au galvanomètre), de sorte que j'ai calculé le temps mis par la balle (à l'aide des mêmes mesures que dans l'exemple précédent) pour parcourir les différentes distances séparant les fils, le premier restant fixe à 60 cm. du canon.

Distances séparant les fils (en millimètres):

2 5 8 10 15 20 30 40 47 50 60 100

Durées de parcours de la balle (en σ):

0,06 0,15 0,24 0,30 0,60 1 1,7 2,5 3 3,2 4 6,6

Ces chiffres montrent bien le ralentissement notable du mouvement de la balle.

²¹⁾ CLUZET. — Thèse de Sc. Ph. Paris 1905, p. 54-55. «La méthode de l'interrupteur balistique donne de bons résultats pour des distances des fils de plomb supérieures à 5 cm., si le 1^{er} plomb est éloigné de plus de 50 cm. de l'extrémité libre du canon.»

2° Erreurs commises dans l'étalonnage:

La durée de parcours pour une distance quelconque des fils est donnée par la formule $t = \frac{Q}{I}$

L'erreur *relative* est donc

$$\frac{\delta t}{t} = \frac{\delta Q}{Q} + \frac{\delta I}{I} = \frac{5}{100}$$

Par suite, l'erreur *absolue* est $0,05 \times 43.10^{-6} = 2.10^{-6}$ pour 1 centimètre, soit

$\delta t = 2 \times N. 10^{-6}$ pour une durée de parcours de N centimètres.

b) Chronaximètre de Lapicque:

Je ne l'ai utilisé que pour les durées supérieures à 1 σ , les durées plus courtes étant obtenues avec plus de précision grâce à l'interrupteur balistique ²²⁾. L'étalonnage du chronaximètre au galvanomètre balistique (la source de potentiel étant un accumulateur) m'a montré que sa graduation était rigoureusement exacte de 1 à 50 σ .

J'ai considéré néanmoins dans l'estimation des erreurs commises dans les diverses mesures que les indications du chronaximètre étaient entachées de la même erreur que celles de l'interrupteur balistique.

4° ELECTRODES IMPOLARISABLES ET NERFS:

Les électrodes employées pour l'excitation du sciatique de Grenouille étaient celles de WEISS (fig. 12). Elles sont constituées par des tubes à thermomètre, coudés au chalumeau et dont les extrémités sont usées à la meule.

Le remplissage s'effectue en versant dans les réservoirs A A' une certaine quantité de solution physiologique (NaCl à 7 p. 1000) de façon à ce qu'elle vienne, après avoir traversé la portion capillaire des électrodes, jusqu'à 1 centimètre environ des orifices o o'. A ce moment, on verse doucement dans

²²⁾ LAPICQUE a pu, vers 1926, améliorer son chronaximètre et dire: «On peut désormais demander à cet appareil, avec une approximation intéressante pour la Physiologie comme pour la Pathologie, le quart de millième de seconde». (L'excitabilité en fonction du temps 1926, p. 332.) Mais il ne s'agit que d'une *approximation*, inférieure à celle que fournit l'interrupteur de WEISS.

A A' une solution saturée de chlorure de zinc, de sorte que le sérum physiologique vienne affleurer les orifices o o'.

Le nerf (nerf sciatique de Grenouille) est placé en pont entre o o'; le circuit est d'autre part fermé par deux bâtons de zinc amalgamé plongeant dans les réservoirs A A'.

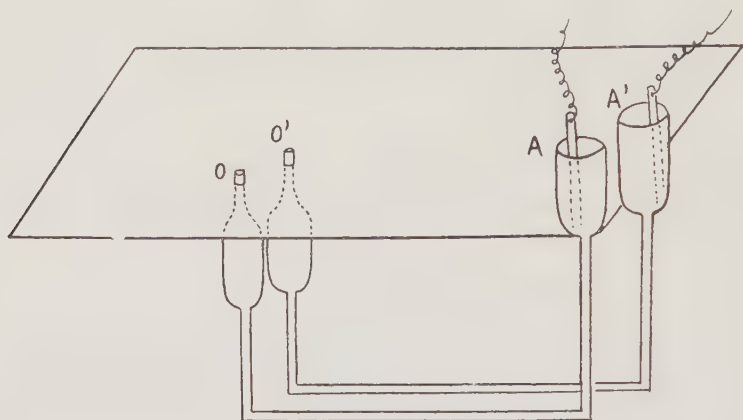


Fig. 12. — Electrodes de WEISS.

La résistance des électrodes, mesurée par la méthode de KOHLRAUSCH ou en appliquant la loi d'OHM, varie entre $1,8.10^5$ et 16.10^5 ohms²³⁾. La polarisation de ces électrodes n'est pas décelable au galvanomètre; la quantité d'électricité due à cette polarisation et passant pendant de longues durées est insuffisante pour produire une élévation appréciable²⁴⁾.

L'écartement o o' des électrodes étant de 12 millimètres, la valeur de la *caractéristique d'excitabilité*, peut être considérée comme exacte aux erreurs d'expériences près. H. CARDOT et H. LAUGIER ont en effet montré que l'«allongement du segment interpolaire produit, en même temps qu'un abaissement considérable de la rhéobase, une élévation appréciable de la chronaxie». ²⁵⁾ H. CARDOT précisa en outre ²⁶⁾ que

²³⁾ Nombres obtenus par CLUZET — *loc. cit.* p. 60.

²⁴⁾ A. STROHL et F. PORTES ont cependant montré (*C. R. Soc. Biol.* VIIC, 310; 1925 et *Annales de Physiologie et de Physicochimie biol.* t. III, 1927, p. 78) que les électrodes zinc-sulfate de zinc ne sont nullement impolarisables. «Pour des courants d'un tiers de milliampère, la polarisation atteint 0,157 volts au bout de 5 secondes.» Il est permis de considérer que la polarisation est négligeable pendant la durée d'un stimulus, de l'ordre de 1/1.000 seconde.

²⁵⁾ H. CARDOT et H. LAUGIER. — *C. R. Soc. Biol.*, LXXVI, 540; 1914.

²⁶⁾ H. CARDOT. — *C. R. Soc. Biol.*, LXXVII, 276; 1914.

l'abaissement de la rhéobase et l'augmentation de la chronaxie, considérables quand la longueur du segment interpolaire passe de 2 millimètres à 6 millimètres, sont moindres quand la longueur varie de 6 millimètres à 8 millimètres. Enfin quand la distance séparant les deux électrodes est supérieure à 12 millimètres, sur le nerf sciatique de Grenouille, une variation de cette distance n'influence pas de manière appréciable les paramètres de l'excitabilité.

Le diamètre d'un orifice o , o' est de $3/4$ de millimètre environ. L. et M. LAPICQUE ont récemment montré²⁷⁾ que le diamètre des électrodes n'a pas d'influence sur la valeur de la chronaxie, s'il est compris entre quelques centièmes de millimètre et un demi-millimètre environ. Au-dessus d'un demi-millimètre, la chronaxie augmente beaucoup et peut atteindre plusieurs sigmas (au lieu de $0\sigma,3$ pour *Rana esculenta*) pour un orifice de 2,5 mm. La valeur la plus faible, obtenue avec les électrodes de petit calibre, doit seule être considérée comme chronaxie. A priori, les électrodes de WEISS que j'ai employées devaient donc donner des valeurs de chronaxie entachées d'une légère erreur systématique par excès.

Le nerf sciatique de Grenouille (*Rana esculenta*), isolé depuis le genou jusqu'à la colonne vertébrale était disposé en pont sur les orifices o , o' , au contact de la solution physiologique; la préparation sciatique-gastrocnémien était recouverte par une chambre humide pour éviter la dessiccation et les variations de température de la préparation. Seule, la patte émergeait de cette enceinte.

Le fait que le nerf soit stimulé par l'intermédiaire d'eau physiologique — milieu plus conducteur que le nerf — ne modifie que peu l'excitabilité ainsi que l'a montré dernièrement LAPICQUE²⁸⁾.

Les électrodes employées pour la stimulation du nerf pédieux de l'Escargot (*Helix pomatia*) étaient constituées par deux fils fins d'argent chloruré, distants de 10 millimètres environ et réalisant deux électrodes pratiquement impolarisables²⁹⁾. La stimulation des nerfs était toujours pratiquée en courant descendant puisque, l'excitation de fermeture

27) L. et M. LAPICQUE. — *C. R. Soc. Biol.*, CIX, 171; 1932.

28) LAPICQUE. — *C. R. Soc. Biol.*, t. CIX, 1932; p. 175.

29) LAPICQUE. — *Ibid.*, t. LXVIII, 1910; p. 57.

naissant à la cathode³⁰⁾, le processus d'excitation peut se propager librement jusqu'au muscle sans rencontrer sur sa route des régions anélectronisées³¹⁾.

Chaque stimulation du nerf pédieux de l'Escargot était en outre espacée de la suivante par un intervalle minimum de 2 minutes pour que puisse s'effectuer la dépolarisation, le «retour au zéro» du nerf³²⁾.

Les seuils étaient enfin toujours évalués «en montant»; on sait en effet que «si on excite le nerf par des excitations croissantes sous-minimales jusqu'au moment où l'on obtient une réponse, des excitations graduellement décroissantes déterminent immédiatement une réponse, alors que précédemment ces mêmes excitations étaient inactives.

On évite cette cause d'erreur en faisant toujours croître graduellement les excitations et en notant celle qui produit le seuil la première»³³⁾.

§ 2. — RESULTATS EXPERIMENTAUX.

1° MARCHE D'UNE EXPERIENCE:

Avec le dispositif et dans les conditions précédemment exposées, j'ai mesuré au galvanomètre balistique les quantités d'électricité liminaires correspondant à chaque durée d'excitation. A la suite de chaque expérience, le seuil correspondant à la première durée d'excitation était pris à nouveau pour vérifier que l'excitabilité du nerf n'avait pas sensiblement variée pendant l'expérience.

a) Mesure des quantités liminaires:

Ces mesures étaient effectuées au galvanomètre balistique dans les conditions précisées plus haut. Je rappelle que la nécessité de shunter le nerf — par une résistance constante pendant toute une expérience — faisait que le galvanomètre indiquait une quantité d'électricité Q proportionnelle, et non égale à la quantité produisant le seuil de la contraction.

³⁰⁾ H. CARDOT et H. LAUGIER. — *Journ. de Physiol. Gén.*, t. XIV, 1912, p. 476.

³¹⁾ PFLÜGER. — *Electrotonus*, Berlin, 1859.

³²⁾ LAPICQUE. — L'excitabilité en fonction du temps, p. 78 et 79.

³³⁾ CLUZET. — Thèse, p. 62.

b) Mesure des intensités liminaires:

La valeur de l'intensité était obtenue soit en faisant le rapport $i = \frac{Q}{t}$, soit en la mesurant directement, le 1^{er} fil étant seul coupé. A la fin de chaque expérience — afin de ne pas léser le nerf par un passage prolongé du courant — la rhéobase était mesurée, soit avec le galvanomètre de DEPREZ-D'ARSONVAL, soit (pour les expériences sur l'Escargot, nécessitant une plus grande intensité), avec un galvanomètre de sensibilité $1,5 \cdot 10^{-6}$ ampères.

2° RESULTATS DE QUELQUES EXPERIENCES:

Je rapporte cinq expériences, parmi beaucoup d'autres, destinées à montrer la forme de la loi d'excitation des muscles rapides et lents, pour des durées d'excitation courtes, moyennes et longues.

I. — EXPERIENCE 1 DU 2 JUIN 1932:

Sciatique gastrocnémien de Grenouille (*Rana esculenta*).

Distance des électrodes = 12 mm. — Courant descendant.

Temps (en σ)	0,5	1	3	5
Q liminaires ($\cdot 10^{-8}$)	10	12,7	25,5	40,2
i liminaires ($\cdot 10^{-5}$)	20	12,06	8,5	8,04

Temps (en σ)	10	20	40	∞
Q liminaires ($\cdot 10^{-8}$)	80,4	167,5	321,6	
i liminaires ($\cdot 10^{-5}$)	8,04	8,2	8,04	8,04

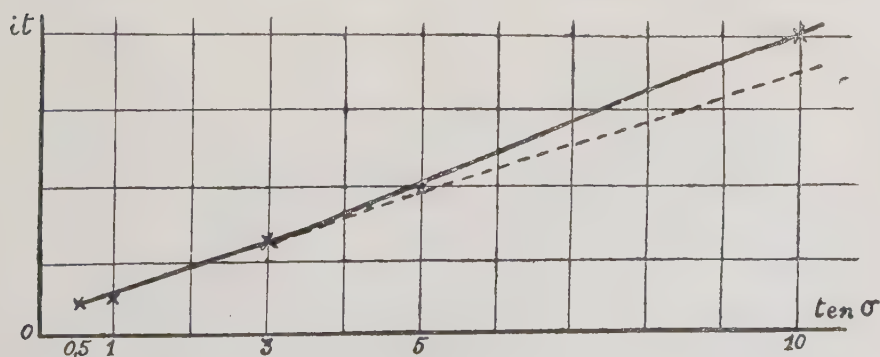


Fig. 13.

II. — EXPERIENCE II DU 2 JUIN 1932:

Sciatique gastrocnémien de Grenouille (*Rana esculenta*).

Distance des électrodes = 12 mm. — Courant descendant.

Temps (en σ)	0,5	1	3	5
Q liminaires ($\cdot 10^{-8}$)	6,7	9,4	20,1	30,2
i liminaires ($\cdot 10^{-5}$)	13,4	9,38	6,7	6,03

Temps (en σ)	10	20	40	∞
Q liminaires ($\cdot 10^{-8}$)	60,3	117,3	241,2	
i liminaires ($\cdot 10^{-5}$)	6,03	6,03	6,03	6,03

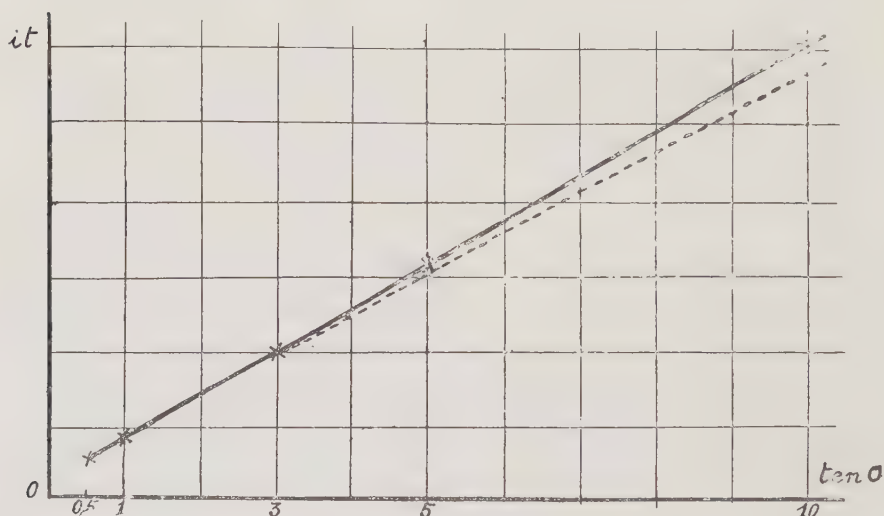


Fig. 14.

III. — EXPERIENCE DU 6 JUIN 1932:

Sciatique gastrocnémien de Grenouille (*Rana esculenta*).

Distance des électrodes = 12 mm. — Courant ascendant.

Temps (en σ)	1	2	3	5
Q liminaires ($\cdot 10^{-8}$)	10,72	17,4	23,45	36,9
i liminaires ($\cdot 10^{-5}$)	10,72	8,7	7,81	7,70

Temps (en σ)	8	10	20	40	∞
Q liminaires (10^{-8})	60,3	77,05	154,1	301,5	
i liminaires (10^{-5}) .	7,70	7,70	7,70	7,53	7,70

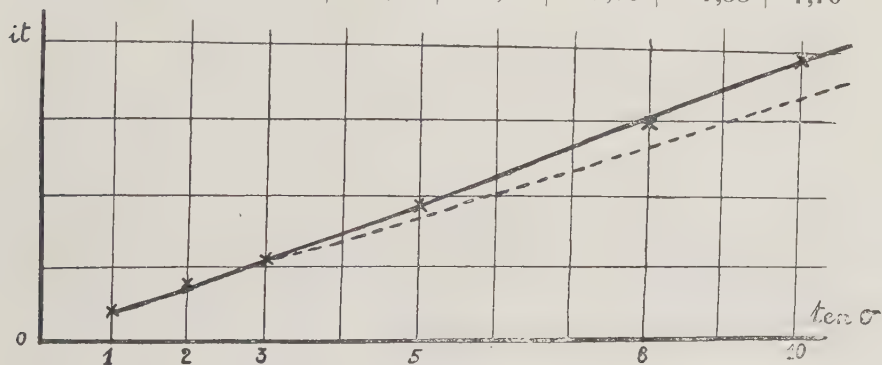


Fig. 15

IV. — EXPERIENCE II DU 28 AVRIL 1932:

Sole pédieuse d'Escargot (*Helix pomatia*).

Distance des électrodes = 10 mm. — Courant descendant.

Temps (en σ)	0,06	0,15	0,24	0,30
Q liminaires (10^{-8})	43,6	67	93,8	107,2
i liminaires (10^{-4})	72,6	44,6	39	36,7

Temps (en σ)	0,60	1	1,7	∞
Q liminaires (10^{-8})	130,7	160,8	207,7	
i liminaires (10^{-4})	21,8	16,1	12,2	2,2

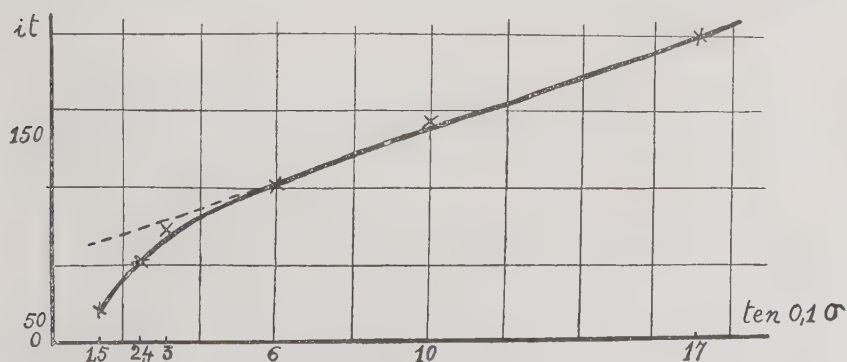


Fig. 16.

V. — EXPERIENCE DU 3 MAI 1932:

Sole pédieuse d'Escargot (*Helix pomatia*).

Distance des électrodes = 10 mm. — Courant descendant.

Temps (en σ)	2,5	4	6,6	10
Q liminaires ($\cdot 10^{-8}$)	26,8	33,5	46,9	60,3
i liminaires ($\cdot 10^{-6}$)	107,5	83,7	71	60,3

Temps (en σ)	20	40	50	∞
Q liminaires ($\cdot 10^{-8}$)	80,4	120,4	147,4	
i liminaires ($\cdot 10^{-6}$)	40,2	30,1	29,4	28

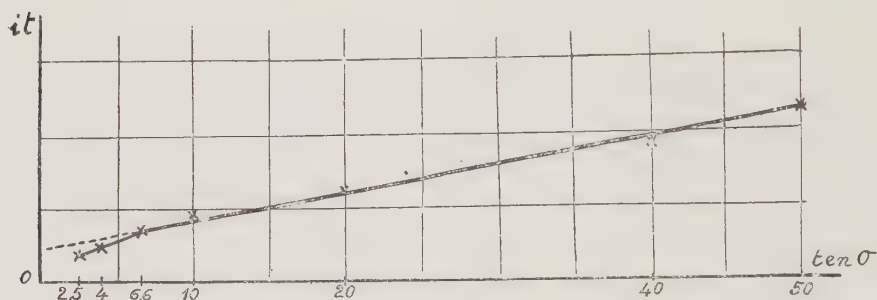


Fig. 17.

3° DEDUCTION DES RESULTATS EXPERIMENTAUX:

Les résultats obtenus avec les muscles rapides, de faible chronaxie (gastrocnémien de Grenouille) et avec les muscles lents, de forte chronaxie (muscle pédieux d'Escargot) permettent les déductions suivantes:

1° **Muscles rapides** (gastrocnémien de Grenouille):

Les courbes représentatives des variations de la quantité liminaire en fonction du temps montrent que:

a) Pour les *durées moyennes* ($0\sigma,5$ à 3σ), la courbe est en première approximation une droite passant un peu au-dessus de l'origine (Expériences I et II).

Il est possible cependant de déceler parfois (expérience III) un écart de la courbe expérimentale avec cette droite; on trouve alors entre 1σ et 3σ , un point situé au-dessus

de la droite, de sorte que ce segment de courbe est non pas rectiligne mais incurvé en S allongé.

b) Pour les *durées longues* (supérieures à $2\sigma,5$ ou 3σ), la courbe expérimentale (expériences I, II et III) passe au-dessus de la droite précédente. Les points expérimentaux se disposent le long d'une droite dont le prolongement passe par l'origine.

c) Pour les *durées courtes* (inférieures à $0\sigma,5$), la difficulté des lectures au galvanomètre balistique m'a empêché de constater, sur le gastrocnémien de Grenouille, si les points de la courbe admettaient une disposition systématique le long d'une droite ou d'une courbe passant par l'origine; n'ayant pu, avec les muscles rapides, me faire une idée exacte sur cette portion de la courbe, je n'en ai rapporté aucun exemple.

2° Muscles lents (muscle pédieux de l'Escargot).

L'examen des courbes de quantité montre que:

a) Pour les *durées courtes* (inférieures à $2\sigma,5$), la courbe (expérience IV) est nettement concave vers les abscisses positives; les points figuratifs se disposent le long d'une courbe passant près de l'origine.

b) Pour les *durées moyennes* (supérieures à $2\sigma,5$), la courbe est une droite passant au-dessus de l'origine (expérience IV).

Si l'on considère la courbe se rapportant à une échelle de temps beaucoup plus vaste (expérience V), on constate qu'en réalité cette portion n'est pas une droite mais qu'elle appartient à une ligne courbe se prolongeant de façon progressive avec la courbe des quantités se rapportant aux temps courts.

Il semble donc bien que la représentation rectiligne obtenue dans l'expérience IV ne soit en réalité qu'une simple apparence due à l'écart insuffisant des temps utilisés.

c) Pour les *durées longues* (supérieures à 50σ), je n'ai pas idée de la forme de la courbe, n'ayant pas eu une précision suffisante avec le chronaximètre pour utiliser d'aussi longues durées d'excitation.

4° ALLURE GENERALE DE LA COURBE EXPERIMENTALE:

La combinaison des résultats obtenus avec les muscles rapides, et avec les muscles lents montre que la forme générale de la courbe des quantités peut se schématiser ainsi:

1° Pour les **temps moyens**, variables suivant les muscles

considérés, on a une portion, plus ou moins longue, très voisine d'une droite passant au-dessus de l'origine. Cette portion de courbe peut être, en réalité, incurvée en S allongé.

2° Pour les **temps courts**, la loi expérimentale descend au-dessous de la droite précédente, et figure une courbe concave vers les abscisses positives et passant vers l'origine.

3° Pour les **temps longs**, la courbe expérimentale s'élève au-dessus de la droite correspondant aux temps moyens, et se trouve représentée par une droite dont le prolongement passe par l'origine.

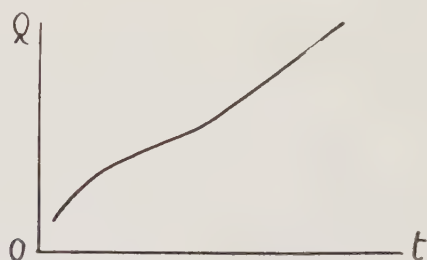


Fig. 18. — Forme générale
de la courbe expérimentale d'excitation par les courants de H. F. R.

Le passage d'une région à l'autre de la courbe n'est pas brusque, la loi des quantités est représentée dans son ensemble par une *S* d'intégrale retournée et inclinée sur les axes des coordonnées. On ne peut manquer d'être frappé par la similitude qui existe entre la loi d'excitation par les courants de haute fréquence redressés et la loi d'excitation par les ondes rectangulaires décrite par LAPICQUE.

C'est pourquoi, avant de procéder à la discussion et à l'interprétation de mes résultats, il est bon de rappeler quelles sont les notions actuellement admises sur la loi d'excitation par le courant continu.

III. Les données actuelles sur la loi d'excitation par les ondes rectangulaires

La loi de DU BOIS-REYMOND ³⁴⁾ (1848) longtemps universellement admise, fut démontrée inexacte par les recherches de FICK (1864), BRÜCKE (1867), ENGELMANN (1870), HOORWEG, (1892); ces auteurs mirent en outre en évidence l'importance de la durée du courant excitant, actuellement reconnue de façon incontestable ³⁵⁾.

Les travaux de G. WEISS (1900—1901) et surtout ceux de L. et M. LAPICQUE (1903—1926) ont déterminé l'allure exacte de la loi d'excitation, et précisé les relations entre l'intensité du courant et sa durée de passage.

§ 1. — LOI DE WEISS.

G. WEISS ayant imaginé son interrupteur balistique, put étudier avec précision l'influence de la durée de passage des ondes rectangulaires sur la production de l'excitation; il énonça la loi suivante ³⁶⁾:

1° *Quand les excitations électriques ont la même durée, il faut pour arriver au seuil de l'excitation, mettre en jeu la même quantité d'électricité.*

L'étude de la variation de la quantité d'électricité liminaire en fonction de la variation de la durée d'excitation, lui

³⁴⁾ D'après du BOIS-REYMOND (Untersuchungen über Thierische Elektrizität, 1848, Bd. I, p. 258) l'excitation ne dépendrait que de l'état initial et final du courant, c'est-à-dire de la rapidité de variation de la densité du courant, la durée de l'excitation n'ayant aucune influence.

³⁵⁾ L'exposé de ces recherches et leur discussion méthodique figure dans le livre de L. LAPICQUE: l'excitabilité en fonction du temps (Les Presses Universitaires de France, Paris, 1926).

³⁶⁾ G. WEISS. — *Archives italiennes de Biologie*, t. XXXV, 1901, pp. 413-446.

permet d'observer que sur un graphique (Q en ordonnées, t en abscisses), les points se disposaient *suivant une droite ne passant pas par l'origine* (fig. 19, p. 38). L'équation de cette droite est:

$$Q = a + bt$$

t étant la durée de la «*décharge*» (durée de l'onde rectangulaire), a et b deux coefficients dépendant de la disposition de l'expérience ³⁷⁾.

Après avoir obtenu cette relation sur le gastrocnémien de Grenouille ³⁸⁾, WEISS énonça la loi générale suivante:

1° *Quand pour produire la réponse minima, on porte une excitation électrique sur un nerf ou un muscle, cette excitation doit mettre en jeu une quantité d'électricité constante, plus une quantité proportionnelle à la durée de l'excitation.*

Cette loi, très voisine de celle obtenue par HOORWEG avec les décharges de condensateur, ne représente en réalité qu'une *première approximation* de la loi d'excitation; elle ne traduit les faits avec exactitude que pour une échelle de durées assez limitées ³⁹⁾ (0σ,3 à 3σ pour le gastrocnémien de Grenouille).

§ 2. — RECHERCHES DE M. ET L. LAPICQUE.

Ces auteurs ont montré que la formule de WEISS ne s'applique que pour des durées moyennes (fonction de la rapidité de contraction des muscles considérés), la *courbe*

³⁷⁾ De la relation de WEISS se déduisent les formules qui relient l'intensité et l'énergie d'une onde liminaire (onde produisant le seuil de l'excitation) à sa durée

$$I = Q/t = a/t + b$$

$$E = I^2t = (a/t + b)^2t = a/t + 2ab + bt$$

d'après cette dernière relation, E serait une fonction qui devrait passer par un minimum pour $t = \pm a/b$; Lapicque a montré qu'il n'en était rien.

³⁸⁾ Les recherches de WEISS comportent en outre quelques essais sur les muscles de Crapaud, Tortue ou d'Homme.

³⁹⁾ WEISS ne proposa d'ailleurs sa loi que dans l'intervalle de temps (0σ,3 à 3σ) où il l'avait étudiée (gastrocnémien de Grenouille). En outre, il est juste de reconnaître qu'il n'a pas proposé sa formule comme réalisant une exactitude rigoureuse. A la suite de certaines critiques, il put dire: «*Je n'ai jamais considéré cette formule que comme une première approximation, je l'ai dit et écrit*». C. R. Soc. Biol., t. LXII, 1907; p. 619.

calculée. $Q = a + b t$ présentant des écarts systématiques pour les temps longs et les temps courts avec la *courbe expérimentale* obtenue en portant en abscisses les durées t et en ordonnées les quantités Q .

1° ECART POUR LES TEMPS COURTS:

M. et L. LAPICQUE⁴⁰⁾ ont observé sur les muscles lents: pince de Crabe, manteau de l'Aplysie (expériences d'Arcachon 1903), estomac de Grenouille, pied et cœur d'Escargot, que la courbe expérimentale est pour les temps courts, située au-dessous de la droite de WEISS. La courbe des quantités présente une inflexion très nette à concavité tournée vers les abscisses positives (fig. 19, p. 38). L'observation de cette inflexion est facile pour les muscles lents, très difficile pour les muscles rapides. GILDEMEISTER et O. WEISS⁴¹⁾ l'auraient constaté sur le sciatique-gastrocnémien de Grenouille, pour des durées inférieures à $0\sigma,3$. CYBULSKI et ZANIETOWSKI l'auraient également trouvé sur les muscles de l'Homme, avec des décharges de condensateurs de faible capacité (7 à 70.10^{-3} microfarads).

Cette incurvation peut être considérée comme générale bien que JINNAKA et AZUMA⁴³⁾, employant la méthode d'excitation d'une seule fibre musculaire (méthode de PRATT et EISENBERGER), aient constaté parfois une inflexion à convexité tournée vers les abscisses positives.

2° ECART POUR LES TEMPS LONGS:

La formule de WEISS $Q = a + b t$ donne $i = \frac{a}{t} + b$ et montre ainsi que lorsque $t = \infty$ (ou très grand par rapport aux durées habituellement utilisées pour l'excitation), on doit avoir $i = b$.

Or l'expérience montre — et le fait n'est pas contesté — que pour des durées relativement très longues, l'intensité liminaire (ou le voltage, qui lui est proportionnel) est toujours supérieure à b . On a indiscutablement $i > b$ et non $i = b$ comme le voudrait la loi de WEISS.

⁴⁰⁾ M. et L. LAPICQUE. — *Journ. Physiol. génér.*, t. V, 1903, p. 852.

⁴¹⁾ GILDEMEISTER et O. WEISS. — *Pflüger's Archiv*, t. CXXX, 1909; p. 329.

⁴²⁾ CYBULSKI et ZANIETOWSKI. — *Ibid.*, t. LVI, 1894; p. 66.

⁴³⁾ S. JINNAKA et R. AZUMA. — *Proc. of the Royal Soc. Série B*, XCIV, 1922; p. 49.

Cet écart fut trouvé plusieurs fois par WEISS⁴⁴⁾ lui-même; il en cite d'ailleurs la valeur dans l'unique expérience où il détermina le voltage liminaire pour $t = \infty$. WEISS ne considéra pas ce désaccord entre les faits et sa loi comme un obstacle à l'application de celle-ci, «puisque'il ne prétendait pas que la formule fût valable au-delà d'une durée extrêmement courte»⁴⁵⁾ (LAPICQUE).

Voici quelques chiffres obtenus par WEISS et LAPICQUE⁴⁶⁾ montrant l'importance de l'écart entre les faits théoriques et expérimentaux:

Muscles étudiés	V calculé ($V = k b$)	V observé	Ecart %
Sciatique gastrocnémien de Grenouille			
(expérience de WEISS) ..	21	30	— 30
(expérience de LAPICQUE)	92	111,5	— 18
Pied d'Escargot	2,6	3,0 à 3,1	— 15
Estomac de Grenouille ..	6,55	6,5	+ 0

L'écart va donc en diminuant des tissus rapides aux tissus lents; il arrive à être nul pour les tissus extrêmement lents.

LAPICQUE et FAURÉ-FRÉMIET⁴⁷⁾ ont retrouvé cette incurvation pour les temps longs sur la Vorticelle; LAPICQUE l'obtint même avec des Algues (*Spirogyra*)⁴⁸⁾.

Pour des durées d'excitation infinie, le voltage liminaire observé est donc toujours nettement supérieur à b . La valeur expérimentale du voltage liminaire est le voltage rhéobasique, ou *rhéobase*, supérieur à b (fig. 19, p. 38).

Le terme bt de la formule de WEISS est donc vicieux et la formule ne peut convenir à l'ensemble de la loi d'excitation.

La formule $Vt = a + \beta t - \gamma V$, de LAPICQUE⁴⁹⁾, répond mieux aux résultats observés sur les muscles lents, mais doit être rejetée parce que «non homogène et boîteuse», aux dires mêmes de son auteur.

44) WEISS. — *Archiv. it. Biol.*, loc. cit., p. 434.

45) LAPICQUE. — *Journ. Physiol. gén.*, t. IX, 1907; p. 570.

46) LAPICQUE. — L'excitabilité en fonction du temps, p. 98.

47) LAPICQUE et FAURÉ-FRÉMIET. — *C. R. Soc. Biol.*, t. LXXIV, 1913, p. 1194.

48) L. et M. LAPICQUE. — *C. R. Soc. Biol.*, t. LXXVII, 1922, p. 507.

49) LAPICQUE. — *Journ. Physiol. génér.*, t. V, 1903; p. 993.

3° FORME GENERALE DE LA LOI D'EXCITATION:

La comparaison des résultats obtenus avec les muscles rapides et les muscles lents, avec la Vorticelle et les Spirogyres, montra à LAPICQUE que la loi d'excitation est la même — l'échelle des temps mise à part — quel que soit le tissu contractile considéré.

L'expression peut en être faite, pour de simples raisons de commodité, à partir de la formule de WEISS $Q = a + bt$, qui fournit une image simple, fixant les idées, et dont la représentation est une droite.

Les écarts signalés par LAPICQUE entre la droite de WEISS et la courbe expérimentale, lui ont permis de dire ⁵⁰⁾:

1° Pour les **temps très courts**, la loi expérimentale, descendant au-dessous de la droite, décrit une inflexion à concavité tournée vers les y négatifs; la portion que j'en ai pu obtenir dans les cas extrêmes, prolongée au sentiment, paraît devoir passer soit par l'origine, soit un peu au-dessus.

2° Pour les **temps longs**, la loi expérimentale, s'élevant au-dessus de la droite, décrit une inflexion à concavité tournée vers les y positifs, se confondant rapidement avec une droite passant par l'origine.

3° Pour les **temps moyens**, on a une portion plus ou moins longue, très voisine d'une droite ⁵¹⁾, mais s'incurvant en un S très prolongé, de façon à se raccorder avec l'inflexion ci-dessus.

L'ensemble de la courbe ⁵²⁾, dans sa forme la plus générale, ressemble ainsi à une S d'intégrale retournée et inclinée plus ou moins suivant les cas (fig. 19, p. 38).

⁵⁰⁾ LAPICQUE. — *Journ. Phys. gén.*, t. X, 1903; p. 604.

⁵¹⁾ Alors que la formule de WEISS a pour représentation une droite, cette portion de la courbe expérimentale est en réalité sinuouse, en S très prolongé. WEISS avait d'ailleurs constaté lui-même le fait (*Journ. Physiol. gén.*, t. IX, 1907; p. 626).

⁵²⁾ LAPICQUE écrit à ce propos (*Journ. Physiol. gén.*, t. X, 1908, p. 605): « Cette forme générale est obtenue en combinant les expériences sur les tissus très lents avec les expériences sur les tissus rapides; sur les tissus les plus lents je n'ai pas effectivement observé jusqu'ici la portion remontante de la courbe relative aux temps très longs; sur les tissus les plus rapides je n'ai pas observé la portion descendante relative aux temps très courts. La portion remontante appartient peut-être spécialement aux nerfs à myéline ».

L'incurvation pour les temps longs commence pour une durée d'excitation égale à la valeur du *temps utile*⁵³⁾ du muscle étudié.

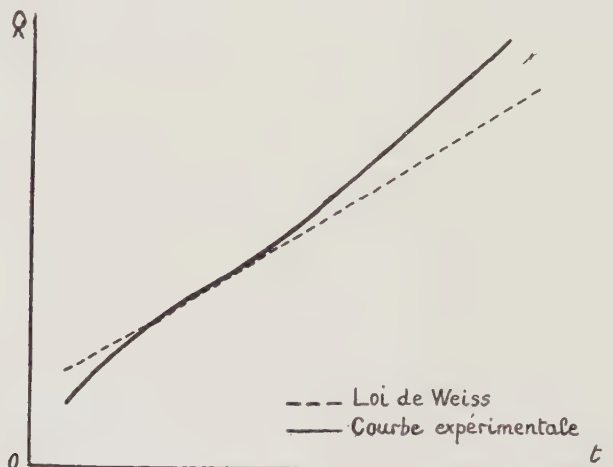


Fig. 19. — Droite de WEISS et courbe expérimentale de LAPICQUE.

Le temps utile vaudrait 8 à 10 chronaxies pour LAPICQUE, 3,23 pour M. OZORIO DE ALMEIDA⁵⁴⁾ et 7,87 pour H. et E. LASSALLE⁵⁵⁾.

§ 3. — SIGNIFICATION DE a/b .

La portion moyenne, droite, de la courbe d'excitation est caractérisée par les deux coefficients a et b de la formule de WEISS. Leurs valeurs varient avec les conditions expérimentales, mais leur rapport est constant pour un muscle donné à l'état normal, ainsi que l'ont montré notamment CLUZET⁵⁶⁾

et LAPICQUE⁵⁷⁾. $\frac{a}{b}$, rapport d'une quantité à une intensité, est donc un temps; il caractérise l'excitabilité du nerf ou du muscle considéré. C'est la *constante de temps* de WALLER⁵⁸⁾,

⁵³⁾ Le temps utile défini par LAPICQUE est la durée de passage du courant au dessous de laquelle un tissu excitable n'est plus excité par la rhéobase. Au dessous de cette durée, il faut augmenter le voltage liminaire.

⁵⁴⁾ M. OZORIO DE ALMEIDA. — *Ann. Physiol. et Physicoch. biol.*, t. III, 1927; p. 155.

⁵⁵⁾ H. et E. LASSALLE. — *Ibid.*, t. IV, 1928; p. 333.

⁵⁶⁾ CLUZET. — Thèse, p. 86.

⁵⁷⁾ LAPICQUE. — *C. R. Soc. Biol.*, t. LXVII, 1909; p. 280; et *Rev. génér. Sciences*, février 1910.

⁵⁸⁾ WALLER. — *Proc. Roy. Soc.*, t. LXV, 1899; p. 207.

la *caractéristique d'excitabilité* de CLUZET, la *chronaxie* de LAPICQUE ⁵⁹⁾.

Cette constance du rapport $\frac{a}{b}$ pour un muscle donné, s'explique ainsi que l'écrit STROHL ⁶⁰⁾, «si l'on songe que bien certainement il n'y a qu'une partie du courant traversant l'organe qui sert à produire l'excitation, le reste étant diffusé à travers des tissus non excitables. La quantité réellement efficace serait alors $\frac{Q}{n}$ et les coefficients qui déterminent cette quantité en fonction du temps $\frac{a}{n}$ et $\frac{b}{n}$. Si l'on vient à changer la position des électrodes ou leurs dimensions, le facteur n changera, mais on voit que le rapport des coefficients a et b sera toujours égal au rapport des coefficients relatifs à la fraction de courant utilisé pour l'excitation.»

Le rapport $\frac{a}{b}$ fut, par exemple, constamment trouvé par CLUZET ⁶¹⁾ entre 0,0007 et 0,0009 seconde pour tous les nerfs frais de Grenouille verte, et égal à 0,0002 seconde environ pour le nerf médian de l'Homme.

§ 4. — REPRESENTATION MATHEMATIQUE DE LA LOI D'EXCITATION.

Plusieurs relations ont été proposées pour représenter les phénomènes d'excitation neuro-musculaires; peu en sont capables.

1° FORMULE DE WEISS.

La relation $Q = a + bt$ donne $i = \frac{a}{t} + b$, ce qui indique que pour $t = \infty$ on devrait avoir $i = b$. Or cette déduction est en contradiction formelle avec l'expérience puisque des stimulus de très longue durée nécessitent pour produire la contraction liminaire, une intensité supérieure à la valeur b , indiquée par la formule précédente.

En outre, l'écart systématique que présente la courbe expérimentale $Q = f(t)$ et la droite de WEISS pour des

⁵⁹⁾ La définition *actuelle* de la chronaxie est différente; elle est d'ordre strictement expérimental et ne fait plus intervenir les coefficients a et b de la formule de WEISS.

⁶⁰⁾ STROHL. — *Arch. Physique. Biol.*, t. I, 1921; p. 27.

⁶¹⁾ CLUZET. — Thèse, p. 86.

stimulus très courts, enlève à la loi de WEISS toute valeur représentative des phénomènes d'excitation pour les durées courtes d'excitation.

La formule de WEISS s'applique donc tout au plus à la portion moyenne de la courbe d'excitation.

La formule modifiée: $Vt = a + \beta t - \gamma V$ indiquée par M. et L. LAPICQUE ⁶²⁾, et leur ayant fourni une précision appréciable ⁶³⁾, ne peut être davantage acceptée en raison de sa forme boiteuse et de son manque d'homogénéité.

2° FORMULE LOGARITHMIQUE DE LAPICQUE:

LAPICQUE ⁶⁴⁾, traitant l'excitation électrique des nerfs comme une polarisation, avait dans un «essai de théorie», représenté la partie polarisable du nerf comme un condensateur de capacité K comportant entre ses armatures une dérivation de résistance φ une résistance R étant en série avec le condensateur (fig. 20).

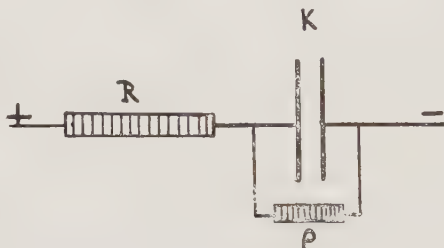


Fig. 20. — Représentation de la partie polarisable du nerf (d'après LAPICQUE).

La loi d'excitation théorique à laquelle ce schéma conduit est

$$v = \frac{\alpha}{1 - e^{-\beta t}}$$

avec

$$\alpha = v \frac{R + \varphi}{\varphi} \quad \text{et} \quad \beta = \frac{R \varphi K}{R + \varphi}$$

v est le potentiel auquel sera chargé le condensateur au temps t après la fermeture brusque du circuit contenant la

⁶²⁾ M. et L. LAPICQUE. — *Journal Physiol. gén.*, t. V, 1903; pp. 993-998.

⁶³⁾ Cette formule permet notamment à Lapicque de classer différents muscles dans l'ordre de leur vitesse d'excitabilité.

⁶⁴⁾ LAPICQUE. — *Journ. Physiol. gén.*, t. IX, 1907; pp. 620-635.

source de potentiel servant à l'excitation. La courbe

$$Q = \frac{\alpha t}{1 - e^{-\beta t}}$$

donne des points figuratifs en coïncidence exacte — aux erreurs d'expérience près — avec la courbe expérimentale pour les temps longs et moyens, mais qui présentent des erreurs systématiques avec celle-ci pour les temps courts (fig. 21).

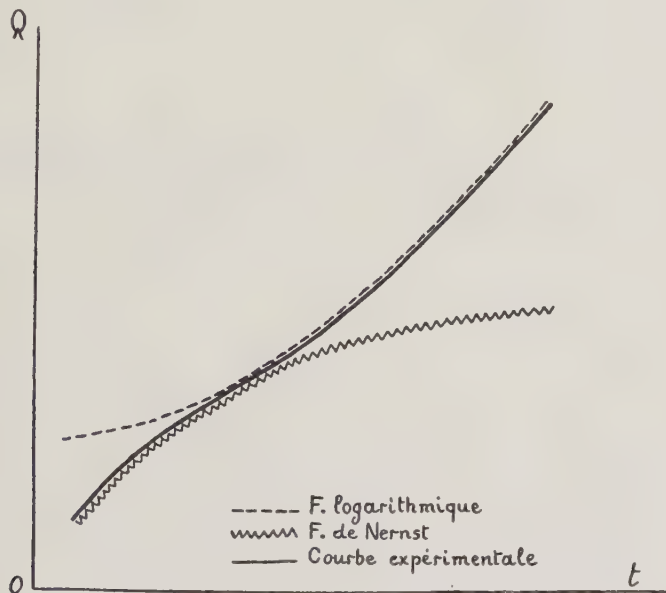


Fig. 21. — Courbe logarithmique de LAPICQUE, courbe de Nernst et courbe expérimentale.

Ces écarts pour les temps courts sont complémentaires de ceux que donne la loi de Nernst $Q = K \sqrt{t}$. La courbe logarithmique de LAPICQUE est convexe, celle de NERNST est concave vers les abscisses positives. Malgré son insuffisance partielle, la formule de LAPICQUE *proposée à titre de première approximation*, a l'avantage de mettre en évidence le terme chronologique de l'excitation, puisque dans l'expression de β ,

$\frac{R}{R + \varphi}$ est très voisin de 1 (φ étant petit par rapport à R), et que le terme $K\varphi = \beta$ (produit d'une capacité par une résistance) devient un temps.

Bien que ce soit là un avantage évident sur les formules antérieures, l'expression de LAPICQUE fut abandonnée sur la proposition même de son auteur, en raison notamment de la représentation incomplète de la loi d'excitation qu'elle fournissait.

3° FORMULE D'INTERPOLATION TIRÉE DE L'ÉNERGIE:

LAPICQUE a montré ⁶⁵⁾ que:

a) Pour les **courtes durées**, l'énergie nécessaire à la contraction musculaire reste constante d'un stimulus à l'autre; la formule de NERNST

$$i = \frac{K}{\sqrt{t}}$$

est vérifiée pour les stimulus de courte durée, et donne pour valeur de l'énergie mise en jeu pour l'excitation:

$$i^2 t = \frac{K^2 t}{t} = K^2$$

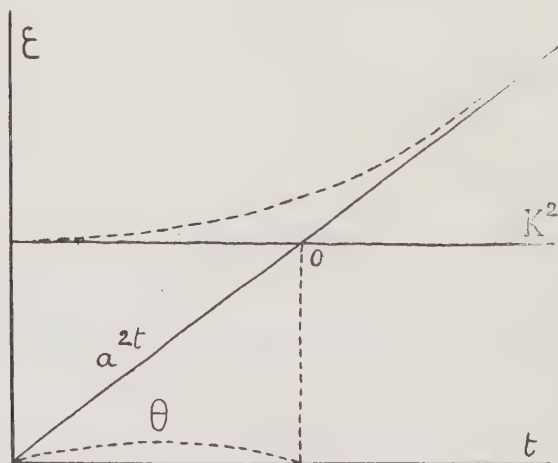


Fig. 22. — Représentation de l'énergie liminaire, de part et d'autre du temps θ (LAPICQUE, in l'excitabilité en fonction du temps, 1926, fig 35, p. 210).

La courbe représentative (énergies E en ordonnées, temps en abscisses) est une droite parallèle à l'axe des temps, oA étant égal au carré de la constante de NERNST (fig. 22).

b) Pour les **longues durées**, l'énergie est proportionnelle au temps, puisqu'au delà du temps utile, l'intensité liminaire

⁶⁵⁾ LAPICQUE. — L'excitabilité en fonction du temps, pp. 209-215.

est constante (c'est alors la rhéobase); on a $i = a$, constante. Dans cette région l'énergie est a^2t , dont la représentation est une droite passant par l'origine.

Les deux droites K^2 et a^2t se coupent en o dont l'abscisse est le temps θ ⁶⁶).

De part et d'autre de ce temps θ , la loi d'excitation est différente ainsi que le montrent les courbes d'intensité et de quantité (fig. 23).

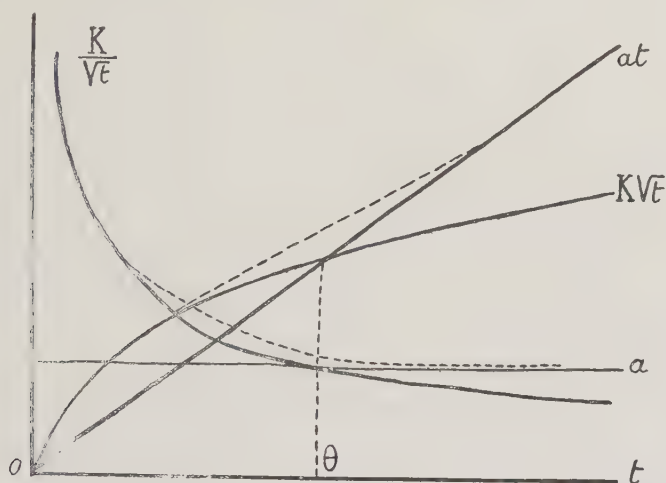


Fig. 23. — Représentation de l'intensité et de la quantité liminaires de part et d'autre du temps θ (Id. fig. 36, p. 212).

Entre l'origine et θ , application de la loi de Nernst:

Intensité liminaire	$i = \frac{K}{\sqrt{t}}$	courbe concave en haut
Quantité	$Q = K\sqrt{t}$	courbe concave en bas
Energie constante	$E = K^2$	droite horizontale

A partir de l'instant θ :

Intensité liminaire constante: droite horizontale $i = a$.

Quantité et énergie proportionnelles au temps: droites passant par l'origine.

Le changement de la loi d'excitation n'est pas brusque mais se fait graduellement; les faits expérimentaux jalonnent les courbes pointillées de la figure.

⁶⁶) LAPICQUE fait remarquer que l'on a $K = a\sqrt{\theta}$ ou $\theta = K^2/a^2$, K étant la constante de Nernst facilement calculable, a la rhéobase. Le temps θ est pratiquement égal à 4 fois la chronaxie.

Le raisonnement mathématique permet en outre à LAPICQUE ⁶⁷⁾ d'obtenir la formule:

$$i = a \sqrt{\frac{t + \theta + \sqrt{(t - \theta)^2 + 0,16 \theta^2}}{2 t}}$$

reliant l'intensité liminaire i à la durée t du stimulus. Dans cette expression a est la rhéobase, et $\theta = K^2/a^2$. Ces deux termes a et θ sont déterminés expérimentalement sans difficulté par la mesure de la rhéobase et le calcul de la constante de NERNST. Celle-ci n'est pas toujours connue avec une grande précision, mais il n'existe cependant qu'une faible incertitude sur la valeur du temps θ qui commande l'allure générale de la loi d'excitation, en caractérisant l'excitabilité d'un tissu.

La courbe donnée par les variations de la formule de LAPICQUE concorde parfaitement ⁶⁸⁾ avec la courbe expérimentale pour toutes les durées de stimulus. La facile détermination des constantes a et θ , la résolution simple, quoiqu'un peu longue des calculs, la précision des résultats d'une part; la mise en évidence d'un terme chronologique, le raisonnement qui sert de base à son établissement d'autre part, confèrent à la «*formule d'interpolation tirée de l'énergie*» une valeur pratique et théorique jamais atteinte avant LAPICQUE.

4° FORMULE DE H. ET E. LASSALLE.

H. et E. LASSALLE établissent ⁶⁹⁾ une nouvelle formule de la loi d'excitation en partant de deux hypothèses:

a) L'excitation élémentaire est proportionnelle à l'énergie électrique élémentaire fournie à l'organe.

b) L'état d'excitation, au lieu de croître indéfiniment avec les durées des stimulus, augmente jusqu'à un maximum et décroît ensuite.

⁶⁷⁾ LAPICQUE. — *C. R. Acad. Sc.*, t. CLXXIX, 1924, p. 935.

⁶⁸⁾ Cependant pour les durées courtes, la loi expérimentale s'écarte des points fournis par la formule. LAPICQUE attribue (L'excit. en fonct. du temps, p. 89) ce fait à la self induction du circuit; RUSHTON a pu démontrer récemment (*Journ. of. Physiol.* LXXIV, 1932; p. 424), que ces divergences relèvent d'un fait physiologique non représenté par la formule de LAPICQUE, et il propose en conséquence — de même que L. P. BOUCHAERT (*C. R. Soc. Biol.* CXI, 1932; 1063) — de n'utiliser que les formules à trois variables — du type de la formule de HILL, critiquée par LAPICQUE — pour représenter la loi d'excitation.

⁶⁹⁾ H. et E. LASSALLE. — *Ann. Physiol. et Physicoch. Biol.*, t. IV, 1928, pp. 323-341.

Le développement de ces hypothèses conduit ces auteurs à une formule simple donnant les valeurs des intensités liminaires en fonction de la durée des stimulus:

$$i = \frac{a}{\sqrt{\frac{a}{2}}} \sqrt{\frac{t}{T} + \frac{T}{t}}$$

où T est le temps utile, égal à 7,87 chronaxies, t la durée du stimulus et à la rhéobase.

Cette formule valable pour $t < T$ (pour $t > T$ on a évidemment $i = a$), s'accorde rigoureusement avec la courbe de LAPICQUE pour les temps longs et les temps courts. Pour les temps moyens, voisins de 3,7 chronaxies, la courbe donnée par cette formule présente avec la courbe expérimentale un écart maximum de 2,5%, soit 1/40 de la rhéobase, qui est de l'ordre de grandeur des erreurs dans les expériences correctes.

La théorie de H. et E. LASSALLE aboutit à une expression analytique simple, donnant des résultats en accord avec ceux de l'expérience, mais selon les auteurs eux-mêmes, cette théorie ne reflète exclusivement que le stade initial du processus d'excitation et n'est pas susceptible d'être généralisée.

5° FORMULES DE M. OZORIO DE ALMEIDA:

En 1927, M. OZORIO DE ALMEIDA ⁷⁰⁾ édifie une théorie purement mathématique de l'excitation qu'il fonde sur deux hypothèses.

Pour cet auteur, il se produit dans les tissus excitables, sous l'action du courant, deux phénomènes opposés: l'un proportionnel à l'intensité du courant et traduisant la croissance du processus d'excitation E en fonction du temps; l'autre, négatif, exprime que l'état d'excitation décroît lorsqu'il est livré à lui-même.

Le premier phénomène a pour équation différentielle:

$$dE = m i dt$$

où m est une constante.

Le deuxième phénomène est exprimé par la relation

$$dE = -2k E t dt$$

où k est constante, t exprimant le temps écoulé depuis le début du stimulus.

⁷⁰⁾ M. OZORIO DE ALMEIDA. — *Ann. Physiöl. et Physicoch. Biol.*, t. III, 1927, pp. 129-179.

L'ensemble des phénomènes qui se passent dans le tissu sous l'action du courant est donc représenté par l'équation.

$$dE = m i dt - 2k Et dt$$

qui est l'équation générale de la loi d'excitation.

L'équation définitive exprimant la loi générale d'excitation, obtenue en intégrant la formule précédente comporte des termes compliqués de résolution difficile et «dont la lourdeur ne peut être levée par aucun artifice» (H. et E. LASSALLE).

La courbe des quantités déduite de la théorie de OZORIO DE ALMEIDA est en parfait accord avec la loi expérimentale pour les temps moyens et les temps longs. Pour les temps courts, elle présente une incurvation de sens contraire à celle admise par LAPICQUE, mais en accord avec certains résultats de JINNAKA et AZUMA⁷¹⁾ obtenus par excitation directe d'une seule fibre musculaire.

Plus récemment, M. OZORIO DE ALMEIDA⁷²⁾ put, en modifiant la formule précédemment citée, obtenir des résultats concordant parfaitement avec les courbes expérimentales.

Cette nouvelle formule

$$\frac{dE}{dt} = m i^2 - 2k t E$$

ne diffère de la première que par la présence de i^2 au lieu de i ; elle conduit à des équations d'excitation compliquées qui en restreignent considérablement l'usage pratique.

En définitive, il semble qu'il soit possible de retenir les points suivants de cet exposé rapide des différents modes de représentation mathématique de la loi d'excitation:

La loi de WEISS est incapable de représenter les faits; ce n'est que par suite d'une coïncidence qu'elle donne de bons résultats pour une échelle de temps déterminés, situés de part et d'autre du temps utile. Pour ces durées elle a cependant le mérite de représenter les faits avec simplicité et avec une approximation suffisante.

La loi de NERNST et la formule logarithmique de LAPICQUE concordent respectivement avec les faits expérimentaux, en deçà ou au delà du temps utile.

⁷¹⁾ S. JINNAKA et R. AZUMA. — *Loc. cit.*

⁷²⁾ M. OZORIO DE ALMEIDA. — *Ann. Physiol. et Physicoch. biol.*, t. VII, 1931, pp. 109-151.

La loi d'excitation est représentée dans toute son étendue par la formule de LAPICQUE basée sur la considération de l'énergie, ou par la formule de H. et E. LASSALLE. La première a une valeur générale et doit être préférée à la deuxième, qui reflète exclusivement le stade initial du processus d'excitation.

Les équations de M. OZORIO DE ALMEIDA concordent bien avec les faits expérimentaux, mais la complexité des calculs qu'elles comportent doit les faire exclure de la pratique courante, au profit de la formule de LAPICQUE.

C'est pourquoi j'ai interprété la courbe d'excitation en haute fréquence redressée en appliquant à mes résultats la formule de NERNST et celle de LAPICQUE. J'ai utilisé la formule de WEISS pour mettre en évidence l'écart considérable qu'elle présente, pour les temps extrêmes, avec la loi d'excitation.

IV. Discussion et interprétation des résultats expérimentaux. - La loi d'excitation par les courants de haute fréquence redressés.

L'interprétation de la courbe expérimentale en courant de haute fréquence redressé peut être conduite en comparant les valeurs *mesurées* de l'intensité et de la quantité liminaires avec les valeurs *calculées* d'après les formules de WEISS, de NERNST et de LAPICQUE. La similitude de la courbe d'excitation avec les ondes de haute fréquence redressées et avec les ondes rectangulaires, autorise cette comparaison, à condition de considérer l'intensité moyenne du courant de haute fréquence redressé.

Il était par suite nécessaire de calculer, dans les expériences précédemment rapportées, les différentes constantes des formules de WEISS (a , b et a/b), de NERNST (K) et de LAPICQUE (θ) en haute fréquence redressée.

§ 1. — DETERMINATION DES CONSTANTES DES FORMULES.

1° DETERMINATION DE a , b ET DU RAPPORT a/b :

Toutes mes expériences comportent la mesure de a et b , et du rapport a/b des coefficients de la loi de WEISS.

Deux expériences donnent

$$Q = a + bt$$

$$Q' = a + bt'$$

d'où l'on tire a ⁷³⁾ et b ; un troisième point de la portion droite

⁷³⁾ Je conserve aux coefficients a et b la signification que leur avait donné WEISS. Cependant il faut signaler que dans la relation de LAPICQUE, a désigne la rhéobase. LAPICQUE a somme toute restitué aux termes a et b la signification que leur avait attribué HOORWEG dont la loi (1892) sur l'excitation par décharges de condensateurs est antérieure à celle de WEISS (1901) sur l'excitation par ondes rectangulaires.

de la courbe expérimentale permettait d'ailleurs le contrôle des valeurs ainsi obtenues.

2° DETERMINATION DE K ET DE θ :

La constante de NERNST K était déterminée, comme pour le courant continu, en considérant la portion initiale des courbes de quantité et d'intensité et en faisant le produit i^2t . On a

$$K^2 = i^2t = i'^2t' = \text{Constante}$$

Si les termes i^2t sont égaux — ou susceptibles d'être considérés comme tels — l'énergie mise en jeu par des stimulus de durée différente sera constante.

Il est bon, ainsi que le signale LAPICQUE, de faire ce calcul avec deux ou trois valeurs de i^2t , en raison de l'imprécision qui règne sur la valeur de K^2 :

Exemple:

	durées d'excitation	K^2
Expérience I du 2 juin	1 σ	0,14. 10^{-10}
	3	0,23. 10^{-10}
Expérience du 28 avril	σ	
	0,24	0,42 10^{-8}
	1	0,26 10^{-8}
	1,7	0,25 10^{-8}

La valeur admise pour K^2 doit donc être la moyenne de plusieurs mesures pour limiter les erreurs commises dans sa détermination.

Le temps θ est obtenu facilement en utilisant les valeurs de K et de la rhéobase a déterminées comme il a été dit plus haut.

3° ERREURS COMMISES DANS CES MESURES:

En supposant que les seuils soient appréciés exactement, les erreurs peuvent venir du galvanomètre et du rhéotome; les limites supérieures et les valeurs relatives ont été données précédemment.

Les points de la courbe expérimentale $Q=f(t)$ étant obtenus à l'aide d'une valeur de Q et d'une valeur de t,

l'erreur relative totale ainsi commise est égale à

$$3/100 + 5/100 = 8/100$$

Ce résultat concorde d'ailleurs sensiblement avec l'erreur relative évaluée directement sur le rapport a/b qui fixe la précision des points expérimentaux. On sait en effet que a/b est comprise entre 0,7 et 0,9 pour le gastrocnémien de Grenouille verte, sa valeur la plus probable étant 0,8⁷⁴⁾.

Les valeurs extrêmes de ce rapport (expériences I du 2 juin 1932 et du 6 juin 1932) donnent comme différence 0,80 — 0,69 = 0,12, soit comme erreur relative $0,12/0,8 = 10/100$.

Il est donc permis de considérer que les courbes expérimentales $Q=f(t)$ sont tracées avec une approximation relative de 10%.

§ 2. — COMPARAISON ENTRE LES RESULTATS EXPERIMENTAUX ET LES RESULTATS CALCULES.

1° EXPOSE DES RESULTATS:

Les tableaux qui suivent contiennent:

1° Les valeurs de a (coulombs), b (ampères) et de a/b (sigmas) obtenus avec des points situés sur la portion rectiligne de la courbe $Q=f(t)$.

2° Les valeurs de a (rhéobase), de K (constante de NERNST) et du temps θ de LAPICQUE (en sigmas).

3° Les valeurs des intensités liminaires *mesurées* (ou mieux déduites de $I=Q/t$), et *calculées* d'après les formules de WEISS, de LAPICQUE et de NERNST⁷⁵⁾.

4° Les valeurs des quantités d'électricité liminaires mesurées au galvanomètre balistique et calculées d'après les formules de ces auteurs.

74) Valeur admise par CLUZET, CYBULSKI et ZANIETOWSKI, WALLER.

75) J'ai signalé plus haut les raisons pour lesquelles je n'applique pas les formules de M. OZORIO DE ALMEIDA et de H. et E. LASSALLE. Je n'ai pas signalé précédemment la formule, peu satisfaisante, proposée par LAFON et COULOUMA (*Journ. Physiol. et Pathol. génér.*, t. XXIX, 1931, pp. 72-76.)

I. — EXPERIENCE I DU 2 JUIN 1932

Sciastique-gastrocnémien de *Rana esculenta*

Distance des électrodes = 12 mm. — Courant descendant

$$\text{pour } 1\sigma \text{ et } 3\sigma \quad \left\{ \begin{array}{l} a = 6,7 \cdot 10^{-5} \\ b = 5,36 \cdot 10^{-8} \\ a/b = 0,80 \end{array} \right. \quad \left\{ \begin{array}{l} K = 4,25 \cdot 10^{-6} \\ a = 8,04 \cdot 10^{-5} \\ \theta = 2\sigma,8 \end{array} \right.$$

1° Valeur des intensités liminaires:

Temps (en σ)	i mesurée	WEISS	LAPICQUE	NERNST
0,5	20,0. 10^{-5}	17,40. 10^{-5}	19,40. 10^{-5}	18,97. 10^{-5}
1	12,06	12,06	13,08	12,87
3	8,50	8,48	8,60	7,72
5	8,04	7,77	8,02	5,99
10	8,04	7,24	8,04	4,25
20	8,20	6,97	8,04	2,99
40	8,04	6,83	8,04	2,13
∞	8,04	6,70	8,04	0

2° Valeurs des quantités liminaires:

Temps (en σ)	Q mesurée	WEISS	LAPICQUE	NERNST
0,5	10. 10^{-8}	8,7. 10^{-8}	9,7. 10^{-8}	9,6. 10^{-8}
1	12,7	12,7	13,1	13,4
3	25,5	25,5	25,8	23,3
5	40,2	38,9	40,1	30,1
10	80,4	72,4	80,4	42,5
20	167,5	139,4	160,8	52,4
40	321,6	273,4	321,6	85

II. — EXPERIENCE II DU 2 JUIN 1932

Sciatique-gastrocnémien de *Rana esculenta*

Distance des électrodes = 12 mm. — Courant descendant

$$\begin{array}{l} \text{pour } 1\sigma \text{ et } 3\sigma \\ \left\{ \begin{array}{l} a = 4,02 \cdot 10^{-8} \\ b = 5,36 \cdot 10^{-5} \\ a/b = 0,75 \end{array} \right. \quad \left\{ \begin{array}{l} K = 3,32 \cdot 10^{-6} \\ a = 6,03 \cdot 10^{-5} \\ b = 3\sigma, 0 \end{array} \right. \end{array}$$

1° Valeurs des intensités liminaires:

Temps (en σ)	i mesurée	WEISS	LAPICQUE	NERNST
0,5	$13,40 \cdot 10^{-5}$	$13,40 \cdot 10^{-5}$	$15,13 \cdot 10^{-5}$	$14,82 \cdot 10^{-5}$
1	9,38	9,38	10,73	10,50
3	6,70	6,70	6,99	6,04
5	6,03	6,16	6,03	4,69
10	6,03	5,76	6,03	3,32
20	6,03	5,56	6,03	2,34
40	6,03	5,37	6,03	1,66
∞	6,03	5,36	6,03	0

2° Valeurs des quantités liminaires:

Temps (en σ)	Q mesurée	WEISS	LAPICQUE	NERNST
0,5	$6,7 \cdot 10^{-8}$	$6,68 \cdot 10^{-8}$	$7,6 \cdot 10^{-8}$	$7,5 \cdot 10^{-8}$
1	9,4	9,4	10,7	10,4
3	20,1	20,1	20,9	18,1
5	30,2	26,8	30,2	23,3
10	60,3	57,6	60,3	32,9
20	117,3	112,2	120,6	46,6
40	241,2	218,4	241,2	66,4

III. — EXPERIENCE DU 6 JUIN 1932

Sciaticque-gastrocnémien de *Rana esculenta*

Distance des électrodes = 12 mm. — Courant descendant

$$\begin{array}{lcl} \text{pour } 1\sigma \text{ et } 3\sigma & \left\{ \begin{array}{l} a = 4,37.10^{-8} \\ b = 6,36.10^{-5} \\ a/b = 0,68 \end{array} \right. & \left\{ \begin{array}{l} K = 3,85.10^{-6} \\ a = 7,70.10^{-5} \\ \theta = 2,5 \end{array} \right. \end{array}$$

1° Valeurs des intensités liminaires:

Temps (en σ)	i mesurée	WEISS	LAPICQUE	NERNST
1	$10,72.10^{-5}$	$10,73.10^{-5}$	$12,55.10^{-5}$	$12,18.10^{-5}$
2	8,70	8,54	9,16	8,57
3	7,81	7,79	8	7
5	7,70	7,23	7,70	5,43
8	7,70	6,90	7,70	4,30
10	7,70	6,79	7,70	3,84
20	7,70	6,57	7,70	2,71
40	7,53	6,47	7,70	1,92
∞	7,70	6,36	7,70	0

2° Valeurs des quantités liminaires:

Temps (en σ)	Q mesurée	WEISS	LAPICQUE	NERNST
1	$10,72.10^{-8}$	$10,73.10^{-8}$	$12,5.10^{-8}$	$12,1.10^{-8}$
2	17,4	17,1	18,3	17,2
3	23,45	23,45	24	21,1
5	36,9	36,17	38,5	26,9
8	60,3	55,25	61,6	34,5
10	77,05	67,9	77	38,5
20	154,1	131,5	154	61,4
40	301,5	258,8	308	77

IV. — EXPERIENCE II DU 28 AVRIL 1932

Sole pèdieuse d'Escargot (*Hélix pomatia*)

Distance des électrodes = 10 mm. — Courant descendant

$$\text{pour } 0\sigma,24; 1\sigma; 1\sigma,70 \quad \left\{ \begin{array}{l} b = 7,34.10^{-5} \\ Q = 98,7 \cdot 10^{-8} \\ a/b = 13\sigma,44 \end{array} \right. \quad \left\{ \begin{array}{l} K = 56.10^{-6} \\ a = 2,2.10^{-4} \\ \theta = 64\sigma \end{array} \right.$$

1° Valeurs des intensités liminaires:

Temps (en σ)	i mesurée	WEISS	LAPICQUE	NERNST
0,06	$72,6.10^{-4}$	$165,2.10^{-4}$	$73,5.10^{-4}$	$71,9.10^{-4}$
0,15	44,6	66,6	46,2	44,8
0,24	39	41,8	35,7	36,1
0,30	36,7	33,6	32,8	32,2
0,60	21,8	23,7	23,1	22,8
1	16,1	17,1	14,9	17,7
1,7	12,2	12,1	13,4	13,5
∞	2,2	0,7	2,2	0

2° Valeurs des quantités liminaires:

Temps (en σ)	Q mesurée	WEISS	LAPICQUE	NERNST
0,06	$43,6.10^{-8}$	$103,1.10^{-8}$	$44,1.10^{-8}$	$43,6.10^{-8}$
0,15	67	111	69,3	68,9
0,24	93,8	116,3	85,7	86,8
0,30	107,2	120,9	98,4	97,4
0,60	130,7	142	138,6	137,2
1	160,8	172	149	177,2
1,7	207,7	223	227,8	231,3

V. — EXPERIENCE DU 3 MAI 1932

Sole pédieuse d'Escargot (*Hélix pomatia*)

Distance des électrodes = 10 mm. — Courant descendant

$$\text{pour } 10^\sigma \text{ et } 40^\sigma \left\{ \begin{array}{l} a = 44,7 \cdot 10^{-8} \\ b = 15,6 \cdot 10^{-6} \\ a/b = 28\sigma,6 \end{array} \right. \text{ pour } 2,5^\sigma \text{ et } 6,6^\sigma \left\{ \begin{array}{l} K = 5,67 \cdot 10^{-6} \\ a = 28 \cdot 10^{-6} \\ \theta = 41\sigma \end{array} \right.$$

1° Valeurs des intensités liminaires:

Temps (en σ)	i mesurée	WEISS	LAPICQUE	NERNST
2,5	$107,5 \cdot 10^{-6}$	$160,6 \cdot 10^{-6}$	$114,8 \cdot 10^{-6}$	$115,7 \cdot 10^{-6}$
4	83,7	107,3	88,8	89,6
6,6	71	71,8	70,8	69,7
10	60,3	53,5	57,9	56,7
20	40,2	35,6	40,8	39,6
40	30,1	26,7	30,5	28,3
50	29,4	24,9	28	12,7
∞	28	17,8	28	0

2° Valeurs des quantités liminaires:

Temps (en σ)	Q mesurée	WEISS	LAPICQUE	NERNST
2,5	$26,8 \cdot 10^{-8}$	$40,1 \cdot 10^{-8}$	$28,7 \cdot 10^{-8}$	$28,4 \cdot 10^{-8}$
4	33,5	42,9	35,5	35,8
6,6	46,9	47,4	46,7	46,1
10	60,3	53,5	57,9	56,7
20	80,4	71,3	81,6	80,2
40	120,4	106,9	122	113,4
50	147,4	124,7	140	127

76) Pour les temps $2\sigma,5$ et $6\sigma,6$ le rapport $a/b = 10\sigma,8$.

2° ECARTS DES RESULTATS EXPERIMENTAUX ET DES RESULTATS CALCULES:

J'ai calculé les écarts entre les chiffres obtenus par mesure et par calcul, dans deux expériences concernant des muscles rapides et des muscles lents, c'est-à-dire pour des temps allant de $0\sigma,66$ à 40σ . J'indique en outre l'écart entre la rhéobase, mesurée, et l'intensité calculée d'après les différentes formules étudiées.

EXPERIENCE DU 6 JUIN 1932

(sciatique-gastrocnémien de Grenouille)

a) *Ecart*s (pour cent) des intensités mesurées et calculées:

Temps (en σ)		1	2	3	5
Ecart	WEISS	0	— 1,8	— 0,3	— 6,1
	LAPICQUE	+17	+ 5,3	+ 2,3	0
	NERNST	+14,5	— 1,8	—10,4	—29,5

Temps (en σ)		8	10	20	40	∞
Ecart	WEISS	—10,3	—11,8	—14,5	—14,1	—17,4
	LAPICQUE	0	0	0	2,2	0
	NERNST	—44,1	—50,1	—64,8	—72,8	—100

b) *Ecart*s (pour cent) des quantités mesurées et calculées:

Temps (en σ)		1	2	3	5
Ecart	WEISS	0	— 1,7	0	— 1,8
	LAPICQUE	+14,4	+ 4,8	— 2,3	+ 4,1
	NERNST	+13,1	— 1,1	—10	—27,1

Temps (en σ)		8	10	20	40
Ecart	WEISS	— 8,3	—11,8	—14,6	—14,1
	LAPICQUE	+ 2,1	— 0,06	— 0,06	+ 2,1
	NERNST	—42,7	—50	—60,1	—74,4

On voit d'après l'examen de ces nombres et notamment de ceux qui se rapportent aux quantités:

1° Que de 1σ à 3σ , les points calculés d'après la formule de WEISS ne présentent qu'un très faible écart avec le chiffre expérimental. Pour ces mêmes durées, l'accord peut être considéré comme bon (voir les chiffres page 53) entre les résultats de l'expérience et les chiffres calculés par les formules de NERNST et de LAPICQUE.

2° Que pour des temps supérieurs à 3σ , les chiffres calculés d'après la forme de WEISS présentent un écart par défaut, croissant avec les chiffres expérimentaux, à mesure que les temps augmentent.

La formule de NERNST donne des écaris également par défaut, mais beaucoup plus accusés que ceux de la formule précédente.

La relation de LAPICQUE donne au contraire un accord excellent avec les chiffres expérimentaux.

Le temps 3σ qui sépare le domaine d'application de ces différentes formules (WEISS de 1σ à 3σ ; NERNST en deçà de 3σ) est à rapprocher dès maintenant du temps $\theta = 2\sigma,5$.

EXPERIENCE DU 28 AVRIL 1932

(sole pédieuse d'Escargot)

a) *Ecart*s (pour cent) des intensités mesurées et calculées:

Temps (en σ)		0,06	0,15	0,24	0,30
Ecart	WEISS	+56,1	+33,3	+ 7,1	— 8,5
	LAPICQUE	+ 1,2	+ 3,5	— 8,4	—10,6
	NERNST	— 0,9	— 0,4	— 7,4	—12,2

Temps (en σ)		0,60	1	1,7	
Ecart	WEISS	+ 8,7	+ 6,2	— 0,8	
	LAPICQUE	+ 5,8	— 7,4	+ 9,8	
	NERNST	+ 4,5	+ 9,9	+10,6	

b) Ecart (pour cent) des quantités mesurées et calculées:

Temps (en σ)		0,06	0,15	0,24	0,30
Ecart	WEISS	+57,7	+39,6	+23,9	+12,7
	LAPICQUE	+ 1,1	+ 3,4	— 8,6	— 8,2
	NERNST	0	+ 2,8	— 7,4	— 9,1

Temps (en σ)		0,60	1	1,7	
Ecart	WEISS	+ 8,6	+ 6,9	+ 7,3	
	LAPICQUE	+ 6,04	— 7,3	+ 9,6	
	NERNST	+ 4,9	+10,1	+11,3	

L'examen de ces chiffres montre que:

1° De $0\sigma,06$ à $0\sigma,6$ la loi de WEISS donne des écarts considérables, par excès, avec les valeurs de l'intensité et de la quantité mesurées directement.

Au contraire l'accord est très bon entre les valeurs expérimentales et les valeurs calculées par les formules de NERNST et de LAPICQUE.

2° Au delà de $0\sigma,6$, les erreurs données par les formules de Weiss, Nernst et Lapique sont du même ordre.

Remarquons que le temps θ est ici de 64σ .

Il est donc possible, si l'on fait intervenir la notion de temps θ , de dire que:

1° Avant le temps θ l'accord est bon entre les chiffres expérimentaux et les chiffres calculés d'après les formules de NERNST et de LAPICQUE.

Il existe en outre une portion de la courbe, située en deçà du temps θ , dont les points peuvent être déterminés par la formule de WEISS (fig. 24).

2° Après le temps θ , l'accord est très bon entre les chiffres expérimentaux et les chiffres calculés par la formule de LAPICQUE.

La formule de NERNST donne des résultats entachés d'une erreur, par défaut, de plus en accentuée à mesure que le temps augmente; la courbe représentative de cette formule

$Q = K\sqrt{t}$ est nettement concave vers les abscisses positives. La loi de WEISS donne elle aussi des résultats trop faibles (sauf pour les temps voisins du temps utile), sa représentation est une droite située au-dessous de la courbe représentative de la formule de Lapicque.

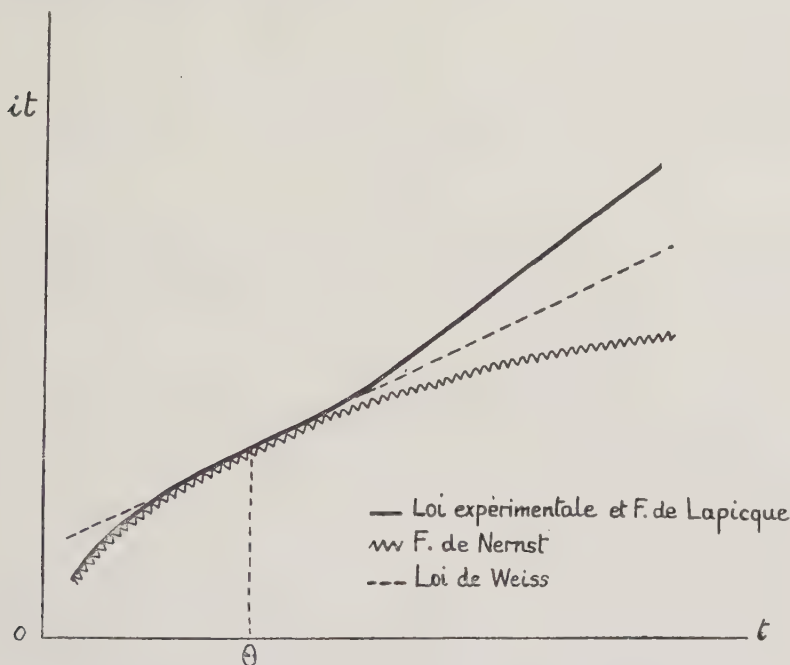


Fig. 24. — Courbes de WEISS, NERNST, LAPICQUE et courbe expérimentale en H. F. R.

3° Le calcul des écarts et les courbes de la figure 24, montrent aisément que seule la relation de LAPICQUE suit, dans toute l'échelle des temps, les phénomènes expérimentaux.

§ 3. — EXPRESSION DE LA LOI D'EXCITATION AU MOYEN DES COURANTS DE HAUTE FREQUENCE REDRESSES.

La combinaison des résultats obtenus sur les muscles rapides⁷⁷⁾ et sur les muscles lents⁷⁸⁾ montre d'une part la

⁷⁷⁾ Où l'inflexion pour les temps courts est très difficile, sinon impossible à constater.

⁷⁸⁾ Où l'inflexion pour les temps longs est difficilement constatable.

forme générale de la loi d'excitation et d'autre part son mode de représentation mathématique, et l'on peut dire:

1° Pour les **temps très courts**, la loi expérimentale (courbe de quantité) passe au-dessous de la droite de WEISS, et décrit une inflexion à concavité tournée vers les abscisses positives; cette inflexion semble devoir passer par l'origine.

L'accord très bon entre les chiffres expérimentaux et les chiffres fournis par la relation de NERNST

$$Q = K\sqrt{t}$$

semble permettre de dire que pour les très courtes durées (inférieures à $0\sigma,6$ environ pour le pied d'Escargot), la loi d'excitation suit la loi de NERNST.

2° Pour les **temps longs**, ni la loi de NERNST, ni la loi de WEISS ne traduisent les phénomènes. La courbe des quantités s'élève au-dessus de la droite de WEISS et de la courbe de NERNST.

Seule la formule d'interpolation de LAPICQUE traduit exactement les faits.

3° Pour les **temps moyens**, il existe une portion — rectiligne ou qui peut être considérée comme telle — de la courbe des quantités dont les points (de $0\sigma,5$ à 3σ environ pour le gastrocnémien de Grenouille) peuvent être déterminés aussi bien par la formule de WEISS que par celle de NERNST ou LAPICQUE.

Ce fait s'explique fort bien, de même que l'a fait Lapicque pour le courant continu, par la considération de l'énergie mise en jeu par la contraction.

CONSIDERATION DE L'ÉNERGIE:

Il est possible de représenter les faits en partant de la considération du temps $\theta = K^2/a^2$ et de l'énergie mise en jeu par les stimulations.

De même que LAPICQUE pour le courant continu, il est permis de dire, pour les ondes de haute fréquence redressées:

1° Pour les **temps très courts**, plus petits que θ , la loi étant représentée par la formule de NERNST $i = \frac{K}{\sqrt{t}}$

l'énergie mise en jeu par chaque stimulus est

$$i^2t = K^2$$

C'est dire que cette énergie est constante⁷⁹⁾ et égale au carré de la constante de NERNST. Sa représentation est la droite K^2 (fig. 22, p. 42).

2° Pour les *temps longs*, plus grands que θ , l'intensité étant constante (c'est la rhéobase), l'énergie mise en jeu est proportionnelle au temps et sa représentation est une droite d'équation $y = a^2t$, passant par l'origine et de pente a^2 .

L'intersection O de ces deux droites est le point dont l'abscisse est égale à K^2/a^2 . La loi d'excitation envisagée sous l'angle de l'intensité ou de la quantité variera de part et d'autre du temps θ .

L'intensité suit la loi $i = \frac{i_{\infty}}{\sqrt{t}}$ avant θ et devient constante

après ce temps θ . La quantité obéit à $Q = K\sqrt{t}$ avant θ et à $Q = at$ après θ . Le raccordement de ces courbes n'est pas brusque et les points expérimentaux suivent les lignes pointillées de la figure. (Voir fig. 22, p. 42 et 23 p. 43.)

La portion pointillée de la courbe des quantités se trouve être sensiblement rectiligne, c'est le fragment de la courbe étudiée par WEISS et qui porte le nom de loi de WEISS.

Il est ainsi facile de voir quelle est l'importance réelle de cette loi de WEISS qui ne trouve pas place ainsi, *théoriquement*, dans le cadre général de la théorie de l'excitabilité. Son maintien ne se justifie peut-être pas du point de vue de la conception des phénomènes d'excitation; cependant, il ne faut pas séparer le nom de WEISS d'une loi qu'il a découverte, dont il a été le premier à reconnaître les écarts qu'elle présente avec l'expérience. En tenant compte des rectifications qui lui furent apportées ultérieurement, la loi de WEISS reste, malgré tout, la loi incontestée de l'excitabilité.

C'est volontairement que j'ai, dans l'interprétation de mes résultats, fait de larges emprunts aux mémoires et au livre de M. L. LAPICQUE, afin de mieux montrer:

1° Que la loi d'excitation par les courants de haute fré-

⁷⁹⁾ En réalité (voir page 49), il est difficile d'obtenir des valeurs rigoureusement constantes pour le produit i^2t lorsque t est très petit. Ce fait tient sans doute à ce que le courant demande un certain temps pour atteindre son intensité maxima dans le circuit.

quence redressés est la même que pour les ondes rectangulaires.

2° Que cette loi d'excitation peut être traduite dans toute l'échelle des temps par la formule d'interpolation de LAPICQUE, à condition de rapporter cette formule à l'intensité moyenne du courant de haute fréquence redressé.

V. Rôle de la fréquence du courant dans l'excitation par les ondes de haute fréquence redressées

Dans l'excitation par les courants de haute fréquence redressés, le système neuro-musculaire est stimulé par de très nombreux stimulus élémentaires⁸⁰), de même polarité électrique; par suite, il était logique de rechercher l'influence de la fréquence du courant sur l'apparition des contractions.

Nous avons déjà, M. CLUZET et moi⁸¹), signalé que *«les courants de haute fréquence redressés produisent le seuil de la contraction musculaire avec des intensités liminaires qui augmentent avec la longueur d'onde, et par suite, qui diminuent quand la fréquence augmente. L'action excito-motrice varie donc dans le même sens que la fréquence, toutes choses égales d'ailleurs»*.

J'ai cherché s'il était possible d'établir, en outre, une relation quantitative entre la fréquence du courant excitant et la quantité d'électricité liminaire.

§ 1. — TECHNIQUE EXPERIMENTALE.

Il est évident que s'il existe une relation $Q = f(N)$ entre la quantité d'électricité liminaire Q et la fréquence N du courant, sa recherche doit être faite en étudiant les variations de Q en fonction de N , la durée des stimulus restant constante au cours d'une expérience.

Dans cette recherche, le circuit était le même que dans la détermination de la loi générale d'excitation.

⁸⁰) C'est ainsi qu'en 1σ le nerf reçoit 5.000 stimulus élémentaires (alternances du courant redressé) si la fréquence du courant est de 5.000.000 ($\lambda = 60$ mètres), et 500 stimulus élémentaires si la fréquence est de 500.000 ($\lambda = 600$ mètres).

⁸¹) CLUZET et PONTIUS. — *C. R. Soc. Biol.*, t. CVII, 1931, p. 155.

Les quantités d'électricité étaient mesurées avec le même galvanomètre que précédemment; la préparation étudiée était le sciatique-gastrocnémien de Grenouille (*Rana esculenta*), qui donne des seuils plus exactement appréciables que le pied de l'Escargot. Il ne semble pas d'ailleurs, que la fréquence du courant ait une influence nette sur l'excitabilité des muscles lents.

1° MODES DE VARIATIONS DE LA FREQUENCE:

On sait que les oscillations d'un circuit formé d'une inductance L, d'une capacité C et d'une résistance R, ont une période T qui peut être représentée (en supposant la résistance R négligeable) par la formule de Thomson:

$$T = 2\pi \sqrt{LC}$$

Par suite la fréquence

$$N = \frac{1}{2\pi \sqrt{LC}}$$

pourra être modifiée en faisant varier L et C.

a) Variations de L:

J'ai utilisé un jeu de trois bobines fournissant trois échelles de longueur d'onde; les caractéristiques des enroulements étaient les suivantes:

Longueur d'ondes (en mètres)	Longueur des bobines (en centimètres)	Diamètres des bobines (en centimètres)	Nombre de tours de spire	Coefficient de self-induction (en Henrys)
50—100	9,5	7,7	20	2. 10 ⁻⁵
100—200	9	8	30	6. 10 ⁻⁵
200—700	12	8,5	56	18. 10 ⁻⁵

Les valeurs de L ne sont connues qu'approximativement, puisque la formule ⁸²⁾ qui sert à les calculer, est supposée exacte pour une bobine très longue et néglige l'action perturbatrice des pôles de la bobine.

⁸²⁾ La valeur des coefficients de self-induction est calculée à partir de la formule $L = \frac{\pi^2 N^2 d^2}{l}$

où N représente le nombre de tours de spires, d et l le diamètre et la longueur de la bobine. Le coefficient L y est exprimé en centimètres (1 cm. = 10⁹ Henrys).

b) Variations de C:

Les variations de la capacité C étaient dues à l'emploi d'un condensateur à air, à lames mobiles, de 250 micromicrofarads (capacité maximum). Les longueurs d'ondes obtenues en faisant varier C étaient intermédiaires aux longueurs d'ondes extrêmes fournies par les bobines précédentes.

La combinaison des variations de L et de C permettait d'utiliser des courants de haute fréquence redressés dont la fréquence variait de 430.000 à 6.000.000 périodes par seconde.

2° MESURE DE LA FREQUENCE:

J'ai signalé plus haut (page 15) la nécessité de mesurer la fréquence et non de la calculer par la formule de THOMSON.

La fréquence du courant redressé est connue par la mesure directe, avec un ondemètre à absorption, de la longueur d'onde du courant non redressé. Le redressement se faisant en n'utilisant qu'une alternance, le courant de haute fréquence redressé aura la même fréquence que le courant non redressé.

Les indications fournies par l'ondemètre sont exactes avec une approximation estimée à 5 mètres, de sorte que l'erreur relative commise dans ces mesures varie de 1/10 à 1/100 pour des courants dont la longueur d'onde varie de 50 à 500 mètres.

D'ailleurs les résultats apportés plus loin, montrent qu'une variation de longueur d'onde égale à 5 mètres est insuffisante pour modifier, de façon appréciable, le seuil de la contraction.

§ 2. — RESULTATS EXPERIMENTAUX.

Le principe d'une expérience consistait à mesurer les quantités d'électricité produisant le seuil, en excitant la préparation sciatique-gastrocnémien de Grenouille avec des courants de fréquence N variable, la durée d'excitation restant constante.

1° FORME DE LA COURBE EXPERIMENTALE $Q = f(N)$.

Un exemple montrera de suite l'allure de la courbe obtenue en portant en abscisses les fréquences N et en ordonnées les quantités Q.

Expérience I du 9 Juin 1932:

Sciastique-gastrocnémien de Grenouille (*Rana esculenta*)

Courant descendant — Durée constante d'excitation = 20σ

λ (mètres)	60	120	300	534	700
N	500.000	2.500.000	1.000.000	561 797	428 571
$Q \cdot 10^{-8}$	36	38,5	44	53	58

Ces chiffres montrent que les quantités croissent à mesure qu'augmente la longueur d'onde et que diminue la fréquence du courant excitant. La courbe $Q = f(N)$ montre de suite que son allure générale (fig. 25) rappelle une branche d'hyperbole équilatère.

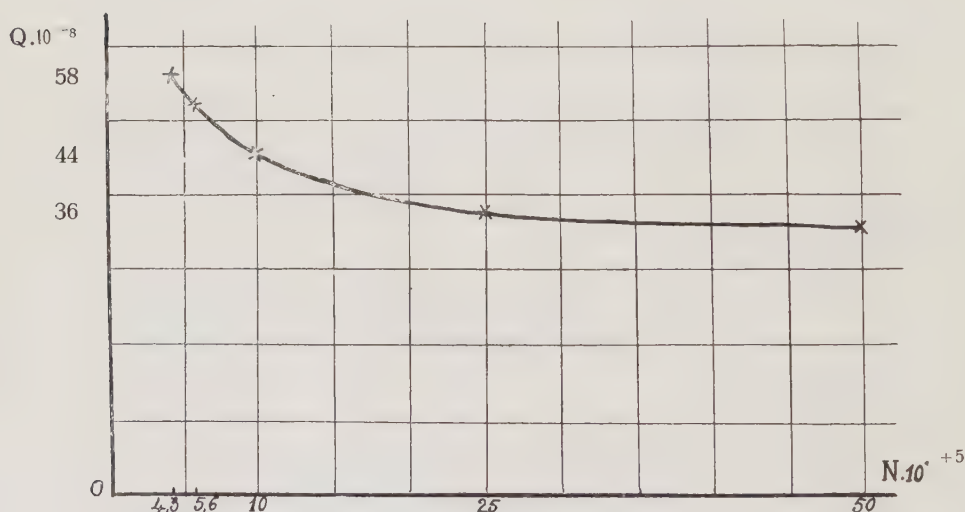


Fig. 25. — Courbe des quantités liminaires Q en fonction de la fréquence N du courant.

La courbe devient en effet rapidement asymptote à l'axe des abscisses positives lorsque la fréquence devient supérieure à $25 \cdot 10^5$; la portion verticale de la courbe tend à devenir asymptote à l'axe des ordonnées positives.

Cette ressemblance que j'ai toujours retrouvée et dont il est facile de se rendre compte en traçant la courbe se rapportant aux exemples suivants, m'a incité à représenter, si possible, la courbe $Q = f(N)$ par une fonction hyperbolique.

2° REPRESENTATION HYPERBOLIQUE DE LA COURBE EXPERIMENTALE:

L'expression simple de forme

$$y = a/x + b$$

représente avec une bonne exactitude les phénomènes. En remplaçant y par Q et x par N d'une part; a et b par α et β afin d'éviter la confusion avec les constantes de la formule de Weiss, l'équation précédente devient:

$$Q = \alpha/N + \beta$$

reliant la quantité liminaire à la fréquence du courant, α et β étant deux constantes.

a) Utilisation de la formule:

Ayant obtenu dans une expérience une série de valeurs de Q permettant de tracer la courbe représentative en fonction de N , j'ai considéré les points extrêmes de la courbe: Q , Q' et N , N' étant les valeurs se rapportant à ces points; les deux expressions

$$Q = \alpha/N + \beta$$

$$Q' = \alpha/N' + \beta$$

permettant facilement de déterminer α et β .

Connaissant ces constantes, il suffit de les remplacer dans la relation $Qx = \alpha/N + \beta$ où l'on connaît α , β et N pour en déduire la valeur Qx cherchée.

b) Résultats obtenus:

Je citerai trois exemples qui suffisent amplement à montrer la validité de cette relation, *tout au moins dans l'échelle de fréquence où j'ai pu l'étudier.*

I. — EXPERIENCE I DU 9 JUIN 1932

Sciatique-gastrocnémien de *Rana esculenta*.

Distance des électrodes 12 mm. — Courant descendant.

Durée constante d'excitation = 20 σ

$\alpha = 103$ $\beta = 33.94$ pour $\lambda = 60$ m. et 700 m.

λ (mètres)	N. $\cdot 10^5$	Q mesurée. 10^{-8}	Q calculée. 10^{-8}
60	50	36	—
120	25	38,5	38,2
300	10	44	44,2
534	5,62	53	52,2
700	4,28	58	—

II. — EXPERIENCE II DU 9 JUIN 1932

Sciatique-gastrocnémien de Grenouille (*Rana esculenta*)

Distance des électrodes 12 mm. — Courant descendant.

Durée constante d'excitation = 20 σ

$\alpha = 71,44$ $\beta = 18,33$ pour $\lambda = 70$ m. et 700 m.

λ (mètres)	N. $\cdot 10^5$	Q mesurée. 10^{-8}	Q calculée. 10^{-8}
70	42,86	21	—
120	25	22	22,1
300	10	25	25,2
534	5,62	31	31,5
700	4,28	35	—

III. — EXPERIENCE DU 10 JUIN 1932

Sciatique-gastrocnémien de Grenouille (*Rana esculenta*)

Distance des électrodes = 12 mm. — Courant descendant.

Durée constante d'excitation = 3 σ

$\alpha = 113,75$ $\beta = 42,45$ pour $\lambda = 120$ m. et 700 m.

λ (mètres)	N. $\cdot 10^5$	Q mesurée. 10^{-8}	Q calculée 10^{-8}
120	25	47	—
300	10	53,5	53,8
500	6	60	61,4
584	5,14	64	64,5
700	4,28	69	—

L'examen de ces nombres montre l'accord très bon qui existe entre les valeurs des quantités mesurées et calculées.

Il semble par suite possible d'admettre que l'influence de la fréquence sur l'excitation peut être représentée, dans l'échelle des fréquences 430.000 à 5.000.000, par la formule hyperbolique précédente.

3° DISCUSSION DE LA FORMULE HYPERBOLIQUE:

L'examen de la formule

$$Q = a/N + \beta$$

montre que:

1° Lorsque la fréquence devient infinie, Q tend vers β .

Il apparaît ainsi que l'influence de la fréquence sur l'excitation est limitée par la valeur de β et que, puisque la représentation de la fonction est une hyperbole, cette influence ne soit pas très importante à partir d'une certaine valeur de N .

L'examen des courbes représentatives semble montrer qu'à partir d'une fréquence comprise entre 1 et 2 millions, le rôle de ce facteur est de moins en moins marqué.

2° Lorsque la fréquence devient nulle⁸³⁾, Q tend vers $+\infty$

Cette conclusion est de toute évidence en contradiction avec l'expérience; un courant de fréquence nulle, le courant continu, nécessite pour produire le seuil une quantité d'électricité bien déterminée, finie, pour une durée d'excitation déterminée.

Il est à noter, cependant, que dans les mêmes conditions, un muscle nécessitera pour sa contraction, une quantité d'électricité plus grande en courant continu qu'en courant de haute fréquence redressée.

⁸³⁾ L'excitation unique peut être considérée comme la limite des fréquences décroissantes, c'est la fréquence zéro. Si cette excitation dure le même temps que les ondes de haute fréquence redressées envisagées, cette onde, de fréquence nulle, sera une onde rectangulaire.

Exemple: **Expérience du 24 mars 1932.**

Sciatique gastrocnémien de Grenouille.

Distance des électrodes = 12 mm. — Courant descendant.

Interrupteur balistique de WEISS.

Fréquence: $5,62 \cdot 10^5$.

Durée d'excitation	$Q \cdot 10^{-8}$ en continu	$Q \cdot 10^{-8}$ en H. F. R.
$0,30_{\sigma}$	40	31
$2,50_{\sigma}$	120	90

Il est à remarquer en outre que les valeurs du rapport a/b sont les mêmes; avec ces deux modes d'excitation, on a:

$$\text{Continu} \left\{ \begin{array}{l} a = 195,1 \cdot 10^{-8} \\ b = 24,3 \cdot 10^{-4} \\ a/b = 0,81 \end{array} \right. \quad \text{H. F. R.} \left\{ \begin{array}{l} a = 154 \cdot 10^{-8} \\ b = 17,9 \cdot 10^{-4} \\ a/b = 0,86 \end{array} \right.$$

La valeur de b est plus grande en courant continu qu'en haute fréquence redressée; si l'on se rappelle la signification de b , il est facile de voir que l'intensité nécessaire à la contraction est, pour des durées très longues, supérieure en courant continu.

Il est possible de conclure de ces faits, que dans l'excitation par les courants de haute fréquence redressés:

1° La fréquence N du courant et la quantité d'électricité liminaire Q sont liées, pour des durées constantes d'excitation, par la formule hyperbolique

$$Q = a/N + \beta$$

où a et β sont deux constantes, semblant dépendre des conditions expérimentales.

Cette relation a été déterminée pour des fréquences variant entre 428.000 et $5 \cdot 10^6$ périodes par seconde.

2° Lorsque la fréquence du courant augmente, la quantité d'électricité liminaire décroît et tend vers une limite β atteinte lorsque N est théoriquement infini.

3° Lorsque la fréquence du courant diminue, la quantité d'électricité liminaire croît. La formule précédente indique que pour $N = 0$ on devrait avoir $Q = \infty$; l'expérience montre qu'il n'en est rien.

4° Pour une fréquence nulle — cas du courant continu — la quantité liminaire est non pas infinie, mais nettement finie. Cependant la quantité d'électricité nécessaire pour produire le seuil d'un muscle donné, est, toutes choses égales d'ailleurs, toujours plus grande en continu qu'en haute fréquence redressée.

Les valeurs de la caractéristique d'excitabilité restent les mêmes en continu et en haute fréquence redressée.

Ces résultats ont une certaine analogie avec ceux de LAPICQUE et BOIGEY⁸⁴), de G. KÆNIGS⁸⁵) et de L. et M. LAPICQUE⁸⁶), obtenus dans l'étude de l'addition latente sur divers muscles lents ou sur les vaso-moteurs, à l'aide des décharges de condensateurs.

Si l'on construit la courbe des voltages liminaires en fonction du nombre des excitations, celle-ci, pour un rythme d'excitation donné, coupe l'axe des ordonnées (voltages) à une certaine hauteur; «pour des nombres croissants, elle s'abaisse en décrivant une convexité vers l'axe des nombres, et tend vers une asymptote parallèle et supérieure à cet axe» (L. et M. LAPICQUE).

G. KÆNIGS précise même: «Les chiffres obtenus permettent de construire une courbe du voltage en fonction du nombre ayant l'aspect d'une hyperbole équilatère, tendant vers une valeur constante pour les grands nombres, et, du côté des petits nombres, tendant vers une asymptote parallèle à l'axe des voltages...»

La ressemblance de ces différentes courbes est frappante, bien que les fréquences employées et que les conditions de l'excitation (cf. p. 87) ne soient nullement les mêmes, dans les expériences de ces auteurs et dans les miennes. Il sera néanmoins logique d'étudier si cette similitude peut être expliquée par le même phénomène: celui de l'addition latente.

⁸⁴) LAPICQUE et BOIGEY. — *C. R. Soc. Biol.*, LXXII, 1912; 367.

⁸⁵) G. KÆNIGS. — *Ibid.* LXXII, 1912; 795.

⁸⁶) L. et M. LAPICQUE. — *Ibid.* LXXII, 1912; 797.

VI. Considérations physiologiques sur le rôle des actions polaires et de la fréquence, dans l'excitation par les courants de haute fréquence redressés

La loi d'excitation par les courants de haute fréquence redressés a été exposée sans qu'il ait été précisé si les contractions musculaires étaient dues à l'excitation de fermeture ou à l'excitation d'ouverture. En outre, le rôle de la fréquence dans les phénomènes d'excitation n'a pas été expliqué; un essai d'interprétation physiologique des résultats expérimentaux s'impose donc.

§ 1. — ROLE DES ACTIONS POLAIRES DANS L'EXCITATION PAR LES COURANTS DE HAUTE FREQUENCE REDRESSES.

Les stimulus utilisés dans l'excitation par les ondes de haute fréquence redressées étant constitués par une série d'alternances séparées par des interruptions de courant (fig. 2, p. 5), il n'est pas possible de dire, a priori, si les contractions observées sont dues à l'excitation de fermeture ou à l'excitation d'ouverture.

L'examen des conditions expérimentales dans lesquelles fut déterminée la loi, et celui des résultats obtenus, montre, en raison des faits suivants, qu'il s'agit de contractions dues exclusivement à l'excitation de fermeture.

1° L'EXCITATION A LIEU EN COURANT DESCENDANT:

PFLÜGER montra que si l'on se sert de deux électrodes identiques — méthode bipolaire — pour exciter une préparation neuro-musculaire, l'excitation de fermeture naît toujours à la cathode, et l'excitation d'ouverture à l'anode.

CARDOT et LAUGIER⁸⁷⁾ ont généralisé cette notion des actions polaires aux phénomènes de la *méthode dite unipolaire*, et ont montré, contrairement aux idées de CHAUVÉAU⁸⁸⁾ et des électro-physiologistes de l'époque, que les électrodes provoquaient toujours — quelles que soient leur forme, leur constitution ou leur disposition — l'excitation de fermeture lorsqu'elles étaient négatives, et l'excitation d'ouverture lorsqu'elles étaient positives.

NERNST⁸⁹⁾ et HILL⁹⁰⁾ ont essayé d'expliquer l'excitation d'ouverture par un phénomène «chimique intermédiaire entre la polarisation et l'excitation» (LAPICQUE); en réalité, la conception de l'*électrotonus physiologique* de PFLÜGER⁹¹⁾, en fournit une bien meilleure explication.

Conformément aux idées de PFLÜGER, on admet actuellement que l'excitation naissant à la cathode lors de la fermeture résulte du catélectrotonus, et que l'excitation naissant à l'anode lors de l'ouverture résulte de la disparition de l'anélectrotonus⁹²⁾.

La connaissance de l'origine — cathodique — et de la cause — catélectrotonus — de l'excitation de fermeture permet de comprendre pourquoi cette excitation arrive librement au muscle en courant descendant. En ce cas, l'excitation ne rencontre pas sur son trajet — entre l'électrode négative et le muscle — l'anélectrotonus, capable de gêner son cheminement. En courant descendant, l'excitation d'ouverture est au contraire gênée par l'anélectrotonus de rupture, et arrive plus difficilement au muscle que l'excitation de fermeture.

Cette relation entre les deux excitations est d'ailleurs prouvée par la *loi des courants forts* de PFLÜGER, vérifiée par

87) H. CARDOT et H. LAUGIER. — *Journal de Physiol. gén.*, t. XIV, 1912; pp. 476-489. C. R. Soc. Biol., LXXII, 1912, pp. 355 et 406.

H. CARDOT. — Thèse Facul. Sciences, Paris 1912.

88) CHAUVÉAU. — *Journ. de la physiologie*, 1859, p. 490, 533 et 1860, p. 52, 724, 458, 534. — C. R. Ac. Sc., LXXXI, p. 779, 824, 1038; 1875. Pour CHAUVÉAU dans la méthode dite monopolaire, l'excitation de fermeture est cathodique quand l'électrode différenciée est cathodique; anodique quand cette électrode est l'anode.

89) NERNST. — *Sitz. ber. d. k. preuss. Akad. d. Wiss.*, 1^{er} sem., p. 1; 1908; et *Pflüger's Archiv*, t. CXXII, 1908; p. 275.

90) HILL. — *Journ. of Physiol.*, t. XL, 1910, p. 190.

91) PFLÜGER. — *Elektrotonus* — Berlin, 1859.

92) Pendant le passage du courant l'excitabilité du nerf diminue à l'anode, c'est l'anélectrotonus, tandis qu'elle augmente à la cathode, c'est le catélectrotonus.

CARDOT et LAUGIER⁹³⁾: en courant ascendant, l'excitation de fermeture, cathodique, peut être bloquée par le fort anélectrotonus qu'elle rencontre sur son passage. *En courant descendant, l'excitation d'ouverture, anodique, peut être bloquée par l'anélectrotonus de rupture.*

Toutefois si l'on ne prend pas de précautions spéciales pour éliminer l'excitation d'ouverture, il n'est pas impossible qu'elle puisse jouer un rôle dans la contraction observée dans l'étude de la loi d'excitation; le courant utilisé y est, en effet, faible, donc insuffisant pour *bloquer* l'excitation d'ouverture. C'est pourquoi, pour observer électivement la contraction de fermeture ou celle d'ouverture, il faut avoir recours à des artifices: section thermique des nerfs⁹⁴⁾, utilisation de préparations vieilles⁹⁵⁾, passage prolongé d'un courant polarisant avant la rupture du courant.

Ces diverses considérations montrent qu'en courant descendant, et pour des stimulus brefs, il est *probable* que la contraction observée est due à l'excitation de fermeture et non à l'excitation d'ouverture.

2° LES VALEURS DU RAPPORT a/b SE RAPPORTENT A L'EXCITATION DE FERMETURE:

CARDOT et LAUGIER⁹⁶⁾, ont montré l'analogie étroite qui existe entre la loi d'excitation obtenue pour la fermeture et la loi obtenue pour l'ouverture.

La courbe des quantités est, pour la Grenouille et des durées comprises entre 1σ et 100σ , représentée par une droite d'équation

$$Q = a + b T$$

identique à la formule de WEISS.

Il est donc possible de déterminer ici, comme pour la

⁹³⁾ H. CARDOT et H. LAUGIER. — *C. R. Soc. Biol.*, t. LXXIII, 1912; p. 98.

⁹⁴⁾ GOTCH et MACDONALD. — *Journ. of Physiol.*, t. XX, 1896; p. 283.
H. CARDOT et H. LAUGIER. — *Journ. de Physiol. gén.*, t. XVIII, 1919, p. 486.

⁹⁵⁾ CLUZET. — *Journ. de Physiol. gén.*, t. X, 1908, pp. 392-402; et *C. R. Soc. Biol.*, t. LXIV, 1908, p. 42.

⁹⁶⁾ H. CARDOT et H. LAUGIER. — *Journ. de Physiol. gén.*, t. XIV, 1912, p. 263; et *C. R. Soc. Biol.*, t. LXXII, 1912, p. 230.

⁹⁷⁾ H. CARDOT et H. LAUGIER. — *C. R. Soc. Biol.*, t. LXXIV, 1913; p. 1000.

fermeture, un coefficient chronologique (rapport a/b). Ce coefficient, «*constante de temps pour l'ouverture*» T , est égal à environ une dizaine de fois la chronaxie τ ⁹⁸).

H. CARDOT a trouvé⁹⁹) que le rapport entre ces deux temps T , constante de temps pour l'ouverture, et τ , chronaxie, était compris entre 3σ et 6σ pour le nerf sciatique de *Rana esculenta*.

H. LAUGIER a indiqué¹⁰⁰) les valeurs suivantes pour le rapport T/τ : 11,5 pour le génio-glosse, 7,8 pour le tibial postérieur, 13 pour le ventricule de *Rana esculenta*; 11,6 pour le ventricule de *Helix pomatia*.

Mlle DÉRIAUD¹⁰¹) a trouvé pour valeurs de la constante de temps à l'ouverture: $T = 2\sigma,21$ pour le sciatique-gastrocnémien de Grenouille (*Rana esculenta* et *Rana fusca*), et 413σ pour le ventricule d'*Helix pomatia* isolé.

La constante T est donc sensiblement égale à 11 fois la chronaxie.

Dans les expériences qui m'ont servi à établir la loi d'excitation par les ondes de haute fréquence redressées, le rapport a/b est égal à $0\sigma,8$ pour la Grenouille, et varie entre $10\sigma,8$ et $28\sigma,6$ pour le pied d'Escargot. Ces valeurs traduisent donc l'excitabilité des tissus à l'excitation de fermeture seule; si elles étaient de l'ordre de 8σ et 108σ à 286σ , elles représenteraient la constante de temps à l'ouverture T .

Il faut donc admettre que la loi d'excitation précédemment exposée pour les courants de haute fréquence redressés, concerne l'excitation de fermeture seule. Une étude complète

98) H. CARDOT et H. LAUGIER. — *C. R. Soc. Biol.*, LXXIV, 1913, p. 1000.

99) H. CARDOT. — Thèse Sc. Nat. Paris 1912, p. 190.

CARDOT fait remarquer l'influence du rapport a/b sur la disposition de la courbe $Q = f(t)$.

La représentation en est une droite peu inclinée sur l'axe des abscisses pour la loi de fermeture, très inclinée au contraire pour la loi d'ouverture; il y a là une grosse différence graphique entre les deux lois mais qui disparaît avec des échelles de représentation convenables.

100) H. LAUGIER. — Th. Sc. Nat. Paris, 1921, pp. 143-150.

101) R. DÉRIAUD. — Th. Sc. Nat., Paris 1929, pp. 62-66.

devrait comporter l'étude de la loi obtenue avec l'excitation d'ouverture; les travaux de CARDOT et LAUGIER font prévoir que cette loi aurait vraisemblablement la même forme générale que celle obtenue avec l'excitation de fermeture; seule varierait la caractéristique d'excitabilité.

3° LE TEMPS DE PASSAGE DU STIMULUS ET LES DUREES D'INTERRUPTION DU COURANT SONT TROP COURTES:

On peut encore éliminer l'existence de la secousse d'ouverture dans les expériences que j'ai rapportées, en raison de deux arguments:

a) On sait que pour obtenir une excitation d'ouverture, il faut, après un passage de courant de durée suffisante (pratiquement infinie), faire une rupture brusque du courant excitant. Le voltage nécessaire à la production de la secousse est le *seuil fondamental d'ouverture* de CARDOT et LAUGIER, c'est-à-dire l'intensité minima donnant le seuil pour une interruption de temps infinie.

ENGELMANN ¹⁰²⁾ avait observé que l'excitation, par ouverture, du muscle de l'uretère, nécessite pour se produire une durée de passage d'autant plus grande que le courant est plus faible; pour CLUZET ¹⁰³⁾, «la durée de passage minimum est égale à la durée limite d'excitation par fermeture».

Mlle DÉRIAUD et LAUGIER ont montré ¹⁰⁴⁾ que le temps de passage précédant l'interruption du courant doit toujours être supérieur au «*temps utile de passage pour l'ouverture*», et la valeur de ce temps serait, pour Mlle DÉRIAUD ¹⁰⁵⁾, compris entre 30 et 100 fois la constante T. Si l'on accepte ses résultats, on voit que le temps utile de passage pour l'ouverture, en courant continu et pour la Grenouille (gastrocnémien), est de l'ordre de $66\sigma,3$ à 221σ . Il n'y a pas de raison de supposer que ce temps soit d'un autre ordre de grandeur en haute fré-

¹⁰²⁾ ENGELMANN. — *Pflüger's Archiv.*, t. III, 1870: pp. 247-326.

¹⁰³⁾ CLUZET. — *Journ. de Physiol. Gén.*, t. X, 1908; p. 401.

Bien que la théorie de la *durée limite* d'excitation ait été combattue par LAPICQUE (*Ibid.*, p. 624), les résultats de CLUZET montrent néanmoins la nécessité d'une durée minima du stimulus, de voltage donné, pour produire l'excitation d'ouverture.

¹⁰⁴⁾ R. DÉRIAUD et H. LAUGIER. — *C. R. Soc. Biol.*, t. XCVI, 1927; p. 519.

¹⁰⁵⁾ R. DÉRIAUD. — Thèse, p. 84.

quence redressée; c'est dire qu'il est impossible d'observer dans les conditions habituelles, des secousses d'ouverture pour des stimulus de l'ordre de 1σ .

La nécessité d'un passage prolongé de courant avant son interruption, pour obtenir la secousse d'ouverture, résulte de l'inégale rapidité de processus de polarisation, cause indirecte de l'excitation de fermeture, et de dépolarisation, cause indirecte de l'excitation d'ouverture, en conformité d'ailleurs avec la loi de MILNER ¹⁰⁶).

b) Puisqu'un stimulus considéré dans son ensemble, est incapable en raison de sa trop faible durée, de provoquer l'excitation d'ouverture, il est à plus forte raison impossible aux interruptions de courant séparant les alternances élémentaires de haute fréquence, d'avoir un rôle quelconque dans la production d'une excitation d'ouverture ¹⁰⁷).

Il est donc possible de conclure que la loi d'excitation par les courants de haute fréquence redressés, précédemment exposée, se rapporte à la seule excitation de fermeture en

¹⁰⁶) MILNER. — *Phil. Magazine*, vol. IX, 1905, p. 645. La polarisation par un courant ininterrompu pendant le temps t est régie par la loi de NERNST: $P = K \sqrt{t}$. Au contraire, si le courant passe de t_0 à t_1 , est interrompu de t_1 à t_2 , puis de nouveau passe de t_2 à t_3 et se trouve interrompu de t_3 à t_4 , la valeur de la polarisation au temps t après l'instant initial t_0 , est fournie par la relation de MILNER

$$P = K (\sqrt{t-t_0} - \sqrt{t-t_1} + \sqrt{t-t_2} - \sqrt{t-t_3} + \sqrt{t-t_4})$$

et ainsi de suite, en affectant du signe + la racine des durées comptées à partir d'une variation positive du courant, et du signe — la racine des durées comptées à partir d'une variation négative du courant.

¹⁰⁷) R. DÉRIAUX et H. LAUGIER. — (*loc. cit.*) et R. DÉRIAUX (thèse, pp. 47, 63, 67), étudiant le rôle d'une interruption dans une onde rectangulaire, et le rôle du *temps de passage préalable* du courant pour l'apparition d'une secousse d'ouverture, arrivent à déterminer deux constantes chronologiques θ et Θ montrant l'influence de cette interruption.

L'examen de leurs résultats prouve la nécessité d'un *passage très prolongé* de courant, pour observer l'excitation de *deuxième fermeture* ou celle d'ouverture, lorsque le courant se rétablit dans le circuit.

C'est dire que l'excitation par les courants de H. F. R. n'est qu'une excitation de fermeture, puisque la durée de chaque alternance de courant est d'une part très faible et d'autre part égale à la durée des interruptions.

raison des trois faits: excitation en courant descendant, durée brève des stimulus, valeur faible de la caractéristique d'excitabilité.

§ 2. — ESSAI D'INTERPRETATION DU ROLE DE LA FREQUENCE, DANS L'EXCITATION PAR LES COURANTS DE HAUTE FREQUENCE REDRESSES.

L'expérience montre que la *quantité d'électricité limitée*, pour une durée constante d'excitation, *diminue à mesure que la fréquence du courant de haute fréquence redressé augmente*, et que ses variations suivent la formule hyperbolique $Q = a/N + \beta$.

Cette relation montre que la *quantité tend vers une limite lorsque la fréquence tend vers l'infini*.

La formule hyperbolique reste valable dans tout le domaine des fréquences étudiées: 428.000 à 5.000.000, mais cesse d'être applicable au-dessous d'une certaine fréquence que je n'ai pu déterminer, n'ayant pas pu utiliser des fréquences inférieures à 428.000.

Il est à remarquer que deux courants de fréquence N_1 et N_2 différentes, mais de même intensité moyenne i_m , fournissent à un nerf des quantités d'électricité égales en des temps égaux, puisque le produit $Q = i_m t$ est indépendant de la fréquence. Ces deux courants donnent des quantités $Q_1 = Q_2 = i_m t$, égales entre elles, et dont l'efficacité sur le muscle devrait être la même, pendant le temps t , d'après la loi générale d'excitation.

Si l'on remarque, d'autre part, qu'un courant de haute fréquence redressé est constitué par une série d'alternances séparées par des intervalles égaux¹⁰⁸⁾ (fig. 2, p. 5), il est possible de considérer chaque alternance comme un *stimulus*¹⁰⁹⁾ élémentaire, séparé des stimulus voisins par des interruptions de durée égale à la sienne.

¹⁰⁸⁾ Le courant utilisé dans les recherches précédentes ne comportait qu'une alternance du courant de haute fréquence.

LAPICQUE, le phénomène inconnu engendré sous l'action de la polarisation.

¹⁰⁹⁾ Un *stimulus*, ainsi compris, produit une certaine *quantité d'excitation*. L'excitation est ainsi, d'après la signification que lui a donnée LAPICQUE, le phénomène inconnu engendré sous l'action de la polarisation due au stimulus.

Le *seuil* n'est par suite qu'une valeur particulière de l'excitation, dont il constitue la première manifestation visible.

Il est en outre possible de se demander si l'influence de la fréquence du courant, donc de la fréquence des stimulus, peut être expliquée par un mécanisme analogue à celui de l'*addition latente*.

1° RAPPEL SUR LES CONDITIONS DE PRODUCTION ET LA THEORIE DE L'ADDITION LATENTE:

L'addition latente, mise en évidence par Charles RICHET en 1877, sur le muscle de la pince de l'Ecrevisse, est ce phénomène par lequel une excitation qui, isolée, est inefficace (au moins en apparence), peut produire la contraction musculaire (ou toute autre réaction physiologique), si elle est répétée un certain nombre de fois à des intervalles suffisamment rapprochés.

Les conditions de production et la loi fondamentale de l'addition latente furent établies par Lapique; il est possible d'en retenir les faits essentiels suivants:

1° La durée d'un stimulus doit être «*infiniment courte*» (LAPICQUE ¹¹⁰) par rapport à l'intervalle de deux stimulus.

KEITH LUCAS ¹¹¹) avait constaté en 1910 que deux chocs d'induction identiques, inférieurs de 5% à la valeur liminaire de l'un d'eux, excitent le gastrocnémien de Grenouille, s'ils arrivent sur le nerf sciatique, en étant séparés par un intervalle de 0,5 au maximum.

2° L. et M. LAPICQUE ¹¹²) précisèrent ce point en considérant la durée du stimulus par rapport à la chronaxie de l'organe excité. Ils montrèrent, et ce fait fut confirmé par les résultats de M^e et M. A. CHAUCHARD ¹¹³) que la *sommat*ion des excitations (addition latente) est d'autant plus marquée ¹¹⁴) que le stimulus est plus bref, et que sa durée est courte par rapport à la chronaxie de l'organe étudié.

Ce fait résulte de l'inégale rapidité de la dépolarisation du nerf, qui est fonction de sa chronaxie. Plus la dépolarisa-

¹¹⁰) LAPICQUE. — *Ann. de Physiol. et Physicoch. biol.*, t. I, 1925, pp. 132-158.

¹¹¹) KEITH LUCAS. — *Journ. of Physiol.* t. XXXIX, 1910, p. 461.

¹¹²) L. et M. LAPICQUE. — *C. R. Acad. Sc.*, t. CL, p. 796; 1910.

¹¹³) M^e et M. A. CHAUCHARD. — *Ann. de Physiol. et Physicoch. biol.*, t. I, 1925, p. 6.

¹¹⁴) On dit que l'addition latente est d'autant plus marquée que le voltage nécessaire est plus abaissé par rapport à celui qui donne le seuil pour un stimulus unique.

tion est lente, plus la chronaxie est élevée, et plus la possibilité d'addition latente est aisée.

3^o LAPICQUE, partant de ces résultats simples, put édifier en 1925 une théorie de l'addition latente, et fournir la «*formule fondamentale*» du phénomène. Pour lui, tout d'abord, la formule de MILNER est incapable de rendre compte de l'addition latente puisqu'un courant interrompu peut atteindre le seuil avec une intensité moindre (*donc avec une polarisation moindre*) qu'un courant ininterrompu. C'est dire que la notion de grandeur de la polarisation ne peut expliquer le phénomène.

Considérons, dit LAPICQUE ¹¹⁵⁾, des stimulus égaux rythmés à intervalles égaux «et admettons que l'excitation fournie par un stimulus ait été produite en un temps infiniment court par rapport à l'intervalle de deux stimulus».

Chaque stimulus est inefficace, et il faut n stimulus pour produire l'excitation; par suite chaque stimulus a donc produit une certaine quantité d'excitation égale à 1 par exemple.

Si d'autre part, entre chaque stimulus la quantité d'excitation produite décroît et tombe à la fraction $1/q$ de sa valeur initiale, il est facile de voir qu'au n^e stimulus, l'excitation totale sera

$$\Sigma = 1 + \frac{1}{q} + \frac{1}{q^2} + \dots + \frac{1}{q^{n-1}} \quad (1)$$

L'examen de cette progression géométrique, de raison $1/q$, montre que:

a) «La série est *convergente*, c'est-à-dire qu'elle ne croît pas indéfiniment avec le nombre de ses termes, mais tend vers une valeur finie.

b) Le nombre de termes nécessaires pour atteindre la valeur limite de la somme, à une approximation donnée, est d'autant plus petite que la fraction $1/q$ (raison) est plus petite» (LAPICQUE, *loc. cit.*).

La vérification expérimentale de ces deux propriétés, permet à Lapique de pousser plus avant son raisonnement et d'aboutir à sa «*formule fondamentale de l'addition latente*».

¹¹⁵⁾ LAPICQUE. — *Loc. cit.* pp. 136 et 137.

¹¹⁶⁾ M. OZORIO DE ALMEIDA. — *Ann. Physiol. et Physicoch. bict.*, t. II, 1926; pp. 103-128.

$$V = L (1 - e^{-\frac{z}{z_0}}) \quad (2)$$

où V est le voltage liminaire évalué en fonction de l'intervalle ϵ de deux stimulus consécutifs.

L est le voltage liminaire pour le stimulus unique.

z est une *constante de temps* «fonction de la chronaxie de l'objet examiné, et du rapport entre la durée du stimulus et cette chronaxie». Cette constante *caractérise l'addition latente qui est faible quand z est petit, importante si z est grand*.

On peut se représenter z comme le temps mis par l'excitation latente à disparaître après un stimulus, l'excitation totale S diminuant, par hypothèse et dans le temps t, selon

une loi exponentielle $S.e^{-\frac{t}{z}}$. Pour M. OZORIO DE ALMEIDA ¹¹⁷), dans les intervalles des stimulus, l'état d'excitation décroît d'après une fonction déterminée du temps de la forme e^{-kt^2} .

2° APPLICATION AUX COURANTS DE HAUTE FREQUENCE REDRESSES:

L'application des données précédentes, à l'excitation par les courants de H. F. R, permet de constater les différents points suivants:

1. — La durée des stimulus est brève et égale à celle des interruptions de courant:

Dans les conditions habituelles de l'addition latente, la durée du stimulus est de l'ordre de 1/1000 seconde, celle des interruptions de courant est de l'ordre de 1 sec. (CHAUCHARD, LAPICQUE).

En haute fréquence redressée, la durée d'une alternance (stimulus élémentaire), et celle d'une interruption, varie entre 2.10^{-7} et $2.3.10^{-6}$ sec., si la fréquence du courant varie entre 5.10^6 et $0.43.10^6$ périodes par seconde.

Il résulte immédiatement de ce fait, que le processus de diffusion, plus lent que celui de polarisation, n'a pas le temps de se développer de façon appréciable dans l'intervalle de deux stimulus, même pour des muscles rapides ¹¹⁸).

¹¹⁷) M. OZORIO DE ALMEIDA. — *Loc. cit.*

¹¹⁸) RSCHEWKINE, HENNELY et ALEXANDERSON (cités par LASAREFF: Théorie ionique de l'excitation des tissus vivants, 1928, p. 209) admettent que le rôle de la diffusion est négligeable dans l'excitation par les courants de haute fréquence, *non redressés*, à partir de 50.000 périodes par seconde.

Par suite, le terme $1/q$ figurant dans l'expression de la somme d'excitation, doit être grand, et le nombre de stimulus nécessaire pour atteindre le seuil est lui-même élevé; la stimulation d'un nerf nécessite en effet un nombre considérable de stimulus (500 en 0,002 sec. si la fréquence est de 500.000) pour produire le seuil.

Le nombre exceptionnellement élevé de stimulus nécessaires pour produire l'excitation, n'est donc pas incompatible avec l'intervention du phénomène de l'addition latente.

2° Les stimulus sont brefs par rapport à la chronaxie:

On sait que la sommation des excitations est d'autant plus marquée que le stimulus est plus bref par rapport à la chronaxie de l'organe étudié (L. et M. LAPICQUE). Si le courant a une fréquence de 500.000 périodes par seconde, et qu'il stimule le sciatique-gastrocnémien de Grenouille, dont la chronaxie est de 0,002 seconde environ, on voit que le «*rapport chronologique*» du stimulus à la chronaxie est de 1.10^{-2} ; il est de 1.10^{-3} pour le même organe, pour un courant de fréquence 5.10^6 .

Dans les expériences des CHAUCHARD ou de LAPICQUE (sommation de décharges de condensateurs, muscles à forte chronaxie: columellaire et pied d'Escargot, gastrocnémien curarisé), le rapport chronologique est beaucoup plus grand, il varie entre $1/90$ et $1/3$.

Or, la sommation des excitations est d'autant plus grande que le rapport chronologique est plus petit. Il semble donc logique d'admettre que l'addition latente est considérable dans l'excitation par les courants de haute fréquence redressés.

3° J'ai appliqué la formule fondamentale de l'addition latente formule (2), p. 81] aux résultats d'une expérience, la seule malheureusement où j'ai pris le seuil en courant continu (seuil correspondant à l'excitation par un stimulus).

Expérience I du 9 juin 1932 (p. 66).

Sciatique gastrocnémien de Grenouille.

Les voltages liminaires sont remplacés, dans la formule par les intensités $i = Q/t$.

Les excitations, pendant 0,020 seconde, aux rythmes ϵ (inverse des fréquences), ont donné les seuils pour les intensités placées au-dessous des valeurs de ϵ .

ϵ	23.10^{-7}	17.10^{-7}	10.10^{-7}	4.10^{-7}	2.10^{-7}
i	29.10^{-6}	$26,5.10^{-6}$	22.10^{-6}	$19,2.10^{-6}$	18.10^{-6}

La formule fondamentale peut s'écrire, en posant

$$e^{-\frac{\epsilon}{z}} = e^{-x} : \quad e^{-x} = 1 - i/L.$$

La valeur de x peut être ainsi déterminée facilement, ce qui permet de trouver celles de $z = \epsilon/x$.

On trouve ainsi:

ϵ	i	e^{-x}	x	z
2.10^{-7}	18.10^{-6}	0,48	0,74	$2.7.10^{-7}$
4	19,2	0,45	0,80	5
10	22	0,36	1,03	9,9
17	26,5	0,23	1,47	11,5
23	29	0,16	1,84	12,2

L'examen de ces nombres montre que:

a) Lorsque l'intervalle ϵ de deux stimulus augmente (lorsque leur fréquence diminue), e^{-x} diminue.

Ce fait s'observe dans les expériences de LAPICQUE¹¹⁹⁾, mais la décroissance de e^{-x} s'y fait, en première approximation, de façon inversement proportionnelle à la variation de ϵ .

En haute fréquence redressée, ϵ et e^{-x} varient bien en sens inverse mais sans facteur de proportionnalité; la décroissance de e^{-x} est, toutes choses égales d'ailleurs, beaucoup moins rapide que dans le cas de l'addition latente classique.

b) De même, la croissance de x pendant que ϵ diminue s'observe comme dans les expériences de Lapique¹²⁰⁾.

Comme précédemment cette variation est beaucoup moins marquée que dans les expériences de cet auteur.

c) Les valeurs de z ont un ordre de grandeur de 10^{-7} sec., ne sont pas constantes et augmentent en même temps que ϵ .

Les valeurs extrêmement faibles de z sont pour le moins surprenantes si l'on note que «la constante de temps de l'addition latente varie, toutes choses égales d'ailleurs, à peu près proportionnellement à la chronaxie, et qu'elle croît quand le rapport chronologique du stimulus à la chronaxie diminue» (LAPICQUE, *loc. cit.*).

¹¹⁹⁾ LAPICQUE, — *Ann. de Physiol.* (*loc. cit.* p. 142)

¹²⁰⁾ LAPICQUE, — *Ann. de Physiol.* (*loc. cit.* p. 145).

Voici par exemple, trois valeurs de z , obtenues par cet auteur :

Organe étudié	Chronaxie (sec)	z	Rapport chronolo- gique
Flagelle d'Escargot	0,03	0,4	$\frac{1}{3}$
Pied d'Escargot	0,009	0,1	$\frac{1}{3}$
Gastrocnémien curarisé .	0,0012	0,016	$\frac{1}{4}$

D'après ces chiffres, la chronaxie du gastrocnémien normal pouvant être considérée comme égale à 0,0002 seconde environ, et le rapport chronologique variant pour ce muscle de 1.10^{-2} à 1.10^{-3} en haute fréquence redressée, z devrait être de l'ordre de 1.10^{-1} à 1.10^{-2} alors qu'il est en réalité de 1.10^{-7} . Cette dernière valeur ne peut donc s'accorder avec celle qui est déduite de la théorie de l'addition latente.

En outre, la formule de LAPICQUE et les expériences de cet auteur montrent que les valeurs de z (c'est-à-dire du temps que met à disparaître l'excitation latente entre deux stimulus) sont d'autant plus grandes qu'elles se rapportent à une addition latente plus manifeste, et inversement celle-ci est faible quand z est petit.

Or, les valeurs de z déterminées en haute fréquence redressée diminuent à mesure que la fréquence augmente, c'est-à-dire lorsque la sommation des excitations semble croître.

Il semble donc en définitive que si l'extrême brièveté des stimulus et la faible valeur du rapport chronologique sont en faveur d'une addition latente considérable, la trop faible valeur de z et ses variations dans le même sens que ϵ s'opposent par contre à l'intervention de l'addition latente en haute fréquence redressée.

Cette dualité d'arguments, qui n'est peut-être qu'apparente et mérite d'être vérifiée ou infirmée par de nouvelles expériences, ne met nullement en cause l'exactitude de la théorie de l'addition latente.

Le rôle de la fréquence est peut-être explicable plus simplement que par le mécanisme de la sommation des excitations. On admet que la théorie de l'addition latente repose,

ainsi que l'écrit Lapicque, sur le fait que «*chaque stimulus apporte un élément d'excitation qui s'ajoute au résidu d'excitation provenant des excitations antérieures*; la somme d'excitation ainsi constituée décroît suivant une fonction exponentielle du temps».

Or, si l'on accepte l'hypothèse vraisemblable que la diffusion est pratiquement nulle entre chaque stimulus de haute fréquence redressée (ϵ variant entre 2.10^{-7} et 23.10^{-7} sec.) la somme d'excitation ne pourra plus décroître entre chaque stimulus, suivant une fonction exponentielle du temps, et la formule de l'addition latente n'est vraisemblablement plus applicable.

L'inappréciable décroissance — entre deux stimulus — de l'excitation produite par un stimulus élémentaire, explique vraisemblablement que des muscles lents (sole pédieuse de *Hélix pomatia*) ne semblent pas être influencés — au moins de façon nette — par des courants de fréquence différente, dans les mêmes conditions d'excitation.

En outre, le seuil est atteint avec des intensités égales, qu'il s'agisse de courants de haute fréquence redressés utilisant une ou deux alternances. Dans ce dernier cas, les stimulus sont juxtaposés sans intervalle intermédiaire, et la diffusion de l'excitation ne peut plus se produire après chaque stimulus. Le processus de l'addition latente ne peut donc plus jouer.

Le phénomène de la sommation des excitations, ne peut donc, semble-t-il, pas jouer en haute fréquence redressée, que le courant comporte une ou deux alternances.

C'est ce que montre, d'autre part, la tentative d'application de la formule de LAPICQUE à l'exemple que j'ai rapporté; il n'existe aucune concordance entre les intensités liminaires calculés par la formule et les intensités fournies par l'expérience.

Il est par suite plus simple de se faire du processus d'excitation, idée suivante: *chaque stimulus apporte un élément d'excitation qui s'ajoute à l'excitation entière* — et non plus à son résidu — *provenant des stimulus antérieurs*; la somme d'excitation augmente par suite proportionnellement au temps et le sel est la valeur de l'excitation à laquelle correspond la première contraction perceptible.

Le rôle de la fréquence ne dépend peut-être, à titre de première explication, que de *l'état plus ou moins variable de l'intensité du courant* en fonction de la fréquence, et en conformité avec le principe, longtemps discuté mais actuellement non contesté, de la plus grande efficacité d'un courant interrompu que d'un courant ininterrompu.

STROHL ¹²¹⁾ a démontré irréfutablement en 1922, l'exactitude de ce principe alors combattu, et put écrire: «parmi les courants qui mettent en jeu une quantité donnée d'électricité dans un temps donné, ce sont ceux dont l'intensité reste constante qui sont le moins efficaces».

LAUGIER ¹²²⁾ retrouva sur le schéma hydraulique de LAPICQUE les mêmes effets du courant interrompu et précisa que ce fait ne pouvait faire réadmettre l'ancienne loi de du BOIS-REYMOND sur le rôle de la densité du courant.

STROHL et FABRE ¹²³⁾ montrèrent à nouveau en 1927, l'exactitude de ce principe en étudiant l'efficacité comparée des ondes cunéiformes de FABRE ¹²⁴⁾, et des ondes rectangulaires.

LAPICQUE et LAUGIER ¹²⁵⁾ ont abouti également aux mêmes conclusions avec des ondes rectangulaires d'intensité variable.

Il est donc possible d'imaginer que l'efficacité d'un courant de haute fréquence redressé est fonction de sa variation d'intensité en un temps donné, c'est-à-dire de sa fréquence. L'excitabilité d'un organe par ces courants variera donc dans le même sens que la rapidité de variation du courant donc de sa fréquence. Mais ce raisonnement ne fait que reculer le problème et il faudrait notamment expliquer pourquoi le rôle de la fréquence tend vers une limite supérieure.

Le fait qu'il existe une limite supérieure à l'influence de la fréquence ne semble pas pouvoir être rapporté à la *ériode*

¹²¹⁾ A. STROHL. — *C. R. Soc. Biol.*, t. LXXXVI, 1922, p. 13.

¹²²⁾ H. LAUGIER. — *Ibid.* p. 272.

¹²³⁾ A. STROHL et Ph. FABRE. — *Ibid.* t. IIIC, 1927, p. 216.

¹²⁴⁾ Ph. FABRE. — *C. R. Acad. Sc.* t. CLXXXIV, 1927, p. 699 et p. 1486.

¹²⁵⁾ L. LAPICQUE et H. LAUGIER. — *C. R. Soc. Biol.*, t. XLI, 1927, p. 616.

réfractaire du nerf ¹²⁶⁾, mais plus probablement à une perturbation d'origine ionique ou colloïdale.

LAPICQUE ¹²⁷⁾, croît en effet que le «rapport entre les valeurs des concentrations ioniques, d'une part à l'interface où la polarisation prend naissance, d'autre part à une distance finie où la perturbation ionique s'est étendue par diffusion» n'est pas par lui-même le facteur de l'excitation; et il estime qu'il existe un *phénomène interposé*.

Ce phénomène interposé serait une modification de l'état colloïdal du tissu, déclenché par la perturbation ionique produite par le courant; c'est la perturbation colloïdale qui constituerait le mécanisme essentiel de l'excitation.

En outre, la perturbation colloïdale peut créer un obstacle à la propagation de l'excitation «dans les régions voisines où la perturbation ionique s'est étendue par diffusion. Une excitation qui ne se propage pas n'apparaît plus comme une excitation; pour le nerf il ne passe rien». (LAPICQUE, *loc. cit.*).

D'autre part, si dans un courant se produit une interruption, la perturbation ionique décroît plus vite que la perturbation colloïdale, de sorte qu'au moment de la reprise du courant, la perturbation ionique recommence presque à zéro, «tandis que le nouveau quantum de perturbation colloïdale vient s'ajouter à un résidu important». C'est ce qui explique que le seuil est atteint «aussi bien et mieux que si on avait laissé le courant passer continument».

Il est possible d'imaginer que les mêmes faits se produisent en haute fréquence redressée, bien que les conditions (durée des stimulus et de leurs intervalles, nombre de stimulus

¹²⁶⁾ On sait que lorsqu'un stimulus survient trop tôt après le précédent, il tombe dans la *période réfractaire, consécutive à une excitation*, et n'est pas efficace. Si cette notion peut expliquer l'existence d'une limite supérieure de fréquence en addition latente ordinaire, il n'en est plus de même en haute fréquence redressée. Le galvanomètre balistique indique en effet la quantité d'électricité strictement nécessaire pour produire le seuil en un temps donné; c'est dire que tous les stimulus sont nécessaires à l'excitation en un temps déterminé, quelle que soit la fréquence du courant.

¹²⁷⁾ L. LAPICQUE. — *C. R. Soc. Biol.*, t. XCVI, 1927, p. 619.

reçus par le nerf), ne soient pas les mêmes que dans les expériences de LAPICQUE et LAUGIER¹²⁸).

On peut se représenter que la perturbation colloïdale produite par ce courant augmenterait sans cesse, n'ayant pas le temps en raison de sa lenteur relative, de décroître pendant l'intervalle des stimulus. La perturbation ionique au contraire, plus rapide, aurait le temps de décroître s'il s'agit de nerfs à faible chronaxie, après chaque stimulus jusqu'au moment où la très grande brièveté des intervalles de courant rendrait constante la vitesse de cette décroissance.

Ainsi s'expliquerait l'existence d'une limite supérieure à l'action de la fréquence, mais il s'agit là d'une simple spéculation, étayée sur les données de LAPICQUE obtenues dans d'autres conditions expérimentales, et qui sera sans doute tranchée le jour où sera mieux connu le mécanisme physico-chimique de l'excitation électrique.

¹²⁸) Dans les expériences de LAPICQUE et LAUGIER (*C. R. Soc. Biol.*, t. XCVI, 1927; p. 616) les conditions étaient par exemple: un groupe de deux passages de 10 centièmes de seconde chacun, séparés par un intervalle de 10 centièmes de seconde; chronaxie de l'organe étudié: 0,03 seconde.

Conclusions

I. — Les conditions générales dans lesquelles ont été déterminées les lois d'excitation des nerfs et des muscles par les courants de haute fréquence redressés, sont précisées par un certain nombre de considérations physiques.

1° La forme des ondes de haute fréquence redressées parcourant une préparation neuro-musculaire a été déterminée par l'oscillographe cathodique de DUFOUR.

a) Ces ondes sont distinctes les unes des autres sur toute leur hauteur, lorsque le circuit d'excitation est fortement résistant (10^5 à $2 \cdot 10^5$ ohms).

b) L'amplitude des ondes redressées diminue lorsque la résistance du circuit diminue, et devient pratiquement nulle pour des valeurs très faibles de cette résistance (quelques centaines d'ohms).

c) Le redressement du courant haute fréquence par des valves thermo-ioniques est parfait; l'oscillogramme des ondes redressées ne présente aucun courant inverse.

d) Les lois d'excitation ne peuvent être étudiées qu'avec des courants à ondes entretenues, d'amplitude constante, et sans période intermédiaire de silence. Les postes émetteurs de T. S. F. alimentés sur courant continu, conviennent bien à cette étude.

2° La mesure de l'intensité des courants de haute fréquence redressés, et de la quantité d'électricité débitée en un temps donné, est légitime avec les galvanomètres pour courant continu puisque ces appareils indiquent l'intensité moyenne du courant.

3° La détermination de la fréquence est obtenue par mesure directe — avec un ondemètre à absorption — de la

longueur d'onde du courant de haute fréquence avant redressement. On en déduit immédiatement la fréquence cherchée, à condition de tenir compte du mode de redressement, avec utilisation d'une ou des deux alternances.

II. — La loi d'excitation, donnant les variations de l'intensité ou de la quantité liminaires en fonction de la durée des stimulus, a été déterminée avec le dispositif classique des méthodes rhéotomiques.

1° Les muscles rapides (gastrocnémien de Grenouille) conduisent à une courbe expérimentale dont l'allure varie suivant la durée des stimulus.

a) Pour les durées moyennes ($0\sigma,5$ à 3σ environ), la courbe est très sensiblement une droite passant un peu au-dessus de l'origine (temps en abscisses, quantités en ordonnées).

b) Pour les durées longues (supérieures à 3σ), la courbe est une autre droite dont la pente, plus forte que précédemment est telle, qu'elle passe par l'origine.

c) Pour les durées courtes (inférieures à $0\sigma,5$), les difficultés expérimentales inhérentes à ces très faibles durées d'excitation et à la rapidité de l'organe excitable, empêchent de constater s'il existe une disposition systématique des points expérimentaux.

2° Les muscles lents (sole pédieuse d'Escargot) donnent une courbe dont la configuration varie suivant la durée des stimulus.

a) Pour les durées courtes (inférieures à $2\sigma,5$ environ), la courbe présente une concavité nette vers les abscisses positives, ce qui la fait passer par l'origine ou près d'elle.

b) Pour les durées moyennes ($2\sigma,5$ à 50σ environ) la courbe est sensiblement une droite dont le prolongement passe au-dessus de l'origine.

c) Pour les temps longs (supérieurs à 50σ), je n'ai pas tracé la courbe expérimentale, n'ayant pas eu de rhéotome assez précis.

3° L'allure générale de la courbe expérimentale est déduite de la combinaison de ces résultats; cette courbe est représentée dans son ensemble par une S d'intégrale re-

ournée et inclinée sur les axes des coordonnées. Cette forme est la même que celle de la courbe expérimentale de LAPIQUE, obtenue avec les ondes rectangulaires.

III. — Les travaux de G. WEISS, et surtout ceux de M. et L. LAPIQUE ont permis d'établir la forme exacte de la courbe d'excitation pour les ondes rectangulaires; les recherches de L. LAPIQUE en ont rendu possible la représentation mathématique.

1° La loi de WEISS a pour représentation une droite, mais elle n'est valable qu'entre des limites de temps déterminées par la rapidité de l'organe excitable considéré.

2° M. et L. LAPIQUE ont montré que la droite de WEISS présente par rapport à la courbe expérimentale des erreurs par défaut pour les temps longs, et par excès pour les temps courts.

3° La représentation mathématique de la loi d'excitation est fournie avec exactitude dans toute l'échelle des temps, par la formule d'interpolation de LAPIQUE, déduite de l'énergie nécessaire à l'excitation.

IV. — La représentation mathématique de la loi d'excitation par les courants de haute fréquence redressés peut être recherchée en comparant les écarts entre les valeurs mesurées de l'intensité et de la quantité d'électricité liminaires, et les valeurs calculées d'après les formules de WEISS, de NERNST et de LAPIQUE.

1° La formule de WEISS s'applique pour les durées moyennes d'excitation, situées de part et d'autre du temps utile de LAPIQUE.

2° La formule de NERNST s'applique pour les durées courtes d'excitation et donne des résultats concordant avec l'expérience pour des temps plus petits que le temps utile. Au delà de ce temps, cette formule donne des écarts par défaut de plus en plus marqués avec la courbe expérimentale.

3° La formule de LAPIQUE traduit les faits expérimentaux dans toute l'échelle des temps, à condition d'y introduire la valeur de l'intensité moyenne du courant redressé.

V. — L'étude de la relation entre les quantités d'électricité liminaires et les fréquences correspondantes a été déterminée avec des courants dont la fréquence variait entre 430.000 et 6.000.000 périodes par seconde.

1° La fréquence N du courant et la quantité d'électricité liminaire Q sont reliées, pour des durées constantes d'excitation, par la formule hyperbolique

$$Q = a/N + \beta$$

où a et β sont deux coefficients numériques.

2° Lorsque la fréquence du courant augmente, la quantité d'électricité liminaire décroît et tend vers une limite β , atteinte lorsque N est infini.

3° Pour une fréquence nulle, la quantité liminaire d'électricité est non pas infinie comme le voudrait la formule, mais finie. Cette relation hyperbolique n'est valable que jusqu'à une limite inférieure de fréquence située au-dessous de 430.000 périodes par seconde.

VI. — D'un ensemble de considérations physiologiques, il est possible d'établir le rôle des actions polaires et d'émettre quelques hypothèses sur le rôle de la fréquence dans l'excitation par les courants de haute fréquence redressés.

1° La loi d'excitation étudiée concerne uniquement l'excitation de fermeture, à l'exclusion de toute action polaire anodique.

2° Le rôle de la fréquence est peut-être dû à la sommation des excitations élémentaires, chaque stimulus élémentaire étant représenté par une alternance redressée du courant. Si cette sommation existe, il est probable qu'elle a des caractères particuliers à la haute fréquence des stimulus, puisque la *formule fondamentale de l'addition latente* (LAPICQUE), ne semble pas s'appliquer au cas de la haute fréquence redressée.

3° L'existence d'une limite supérieure d'action de la fréquence du courant est vraisemblablement liée à un phénomène perturbateur dont l'origine reste à préciser.

TABLE DES MATIÈRES

Introduction	1
I. Les courants de haute fréquence redressés (Définition — Oscillographie — Mesure)	4
§ 1. — Définition	4
§ 2. — Oscillogrammes des ondes de haute fréquence redressées	6
§ 3. — Mesure des courants de haute fréquence redressés	13
II. Forme générale de la loi d'excitation par les courants de haute fréquence redressés	16
§ 1. — Dispositifs expérimentaux. Etude des appareils	16
§ 2. — Résultats expérimentaux	26
III. Les données actuelles de la loi d'excitation par les ondes rectangulaires	33
§ 1. — Loi de WEISS	33
§ 2. — Recherches de M. et L. LAPICQUE	34
§ 3. — Signification de a/b	38
§ 4. — Représentation mathématique de la loi d'excitation	39
IV. Discussion et interprétation des résultats expérimentaux. La loi d'excitation par les courants de haute fréquence redressés	48
§ 1. — Détermination des constantes des formules	48
§ 2. — Comparaison entre les résultats expérimentaux et les résultats calculés	50
§ 3. — Expression de la loi d'excitation au moyen des courants de haute fréquence redressés	59
V. Rôle de la fréquence du courant dans l'excitation par les ondes de haute fréquence redressées	63
§ 1. — Technique expérimentale	63
§ 2. — Résultats expérimentaux	65
VI. Considérations physiologiques sur le rôle des actions polaires et de la fréquence, dans l'excitation par les courants de haute fréquence redressés	72
§ 1. — Rôle des actions polaires dans l'excitation par les courants de haute fréquence redressés	72
§ 2. — Essai d'interprétation du rôle de la fréquence, dans l'excitation par les courants de haute fréquence redressés	78
Conclusions	89

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

Mesure des longueurs d'onde du rayonnement X

VU ET APPROUVÉ :

Les membres du Jury

H. CARDOT

J.-M. THOVERT

H. LONGCHAMBON

J. CLUZET

VU ET APPROUVÉ :

Lyon, le 10 Décembre 1932

*Le Doyen de la Faculté
des Sciences*

Membre de l'Institut

V. GRIGNARD

VU

ET PERMIS D'IMPRIMER :

Le Recteur de l'Académie de Lyon

A. LIRONDELLE

